ADANSONIA

Tome 13
fasc. 3
1973

Source : MNHN, Paris

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

ADANSONIA

TRAVAUX PUBLIÉS
AVEC LE CONCOURS
DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
SOUS LA DIRECTION DE

A. AUBRÉVILLE
Membre de l'Institut
Professeur Honoraire
au Muséum

et

JEAN-F. LEROY
Professeur
au Muséum

Série 2

TOME 13
FASCICULE 3
1973

LABORATOIRE DE PHANÉROGAMIE
16, rue de Buffon, Paris (5e)

Source : MNHN, Paris

COMITÉ DE RÉDACTION

A. Aubréville : Membre de l'Institut.
Professeur Honoraire au Muséum national d'Histoire naturelle.
E. Boureau : Professeur à la Faculté des Sciences de Paris.
F. Demaret : Directeur du Jardin Botanique national de Belgique.
P. Jaeger : Professeur à la Faculté de Pharmacie de Strasbourg.
J. Leandri : Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle.
J.-F. Leroy : Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle.
R. Letouzey : Maître de Recherches au C.N.R.S.
J. Miège : Directeur des Conservatoire et Jardin Botaniques de Genève.
R. Portères : Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle.
R. Schnell : Professeur à la Faculté des Sciences de Paris.
M. L. Tardieu-Blot : Directeur de laboratoire à l'E.P.H.E.
J. Trochain : Professeur à la Faculté des Sciences de Toulouse.
M. Van Campo : Directeur de Recherches au C.N.R.S.

Rédacteur en chef : A. Le Thomas.

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Les manuscrits doivent être accompagnés de deux résumés, placés en tête d'article, l'un en français, l'autre de préférence en anglais; l'auteur ne doit y être mentionné qu'à la troisième personne. Le texte doit être dactylographié sur une seule face, avec un double interligne et une marge suffisante, sans aucune indication typographique. L'index bibliographique doit être rédigé sur le modèle adopté par la revue.

Ex. : Aubréville, A. — Contributions à l'étude des Sapotacées de la Guyane française. Adansonia, ser. 2, 7 (4) : 541-465, tab. 1 (1967).

Pour tous les articles de taxonomie il est recommandé aux auteurs de préparer leur index en indiquant les synonymes en *italiques*, les nouveautés en **caractères gras** et les noms d'auteurs des différents taxons.

Le format des planches doit être de 16 × 11 cm après réduction. Les figures dans le texte sont acceptés.

Les auteurs reçoivent gratuitement vingt-cinq tirés à part; le supplément qu'ils doivent indiquer s'ils le désirent sera à leurs frais.

Toute correspondance ainsi que les abonnements et les manuscrits doivent être adressés à :

ADANSONIA
16, rue Buffon, Paris V^e — Tél. : 331-30-35
Prix de l'abonnement **1973** : France et Outre-Mer : **80** F
Étranger : **90** F
C.C.P. : Association de Botanique Tropicale
La Source 33075.20

Source : MNHN, Paris

SOMMAIRE

AUBRÉVILLE A. — Géophylétique florale des Sapotacées 255

HALLÉ F. et A. DELMOTTE. — Croissance et floraison de la Gesnériacée africaine *Epithema tenue* C. B. Clarke 273

CAPURON R. † — Un *Pentachlaena* (Sarcolénacées) nouveau. . . . 289

LÉANDRI J. — Deux espèces et une variété malgaches de « *Croton* » 295

HALLÉ N. — Crochets de lianes du Gabon : *Ancistrocladus* et *Anacolosa* (Ancistrocladacées et Olacacées) 299

CUSSET C. — Contribution à l'étude des *Podostemaceae*. III. Le genre *Stonesia* 307

ROBERT D., F. ROLAND-HEYDACKER, J. DENIZOT, J. LAROCHE, P. FOUGEROUX et L. DAVIGNON. — La paroi mégasporale de l'*Isoetes setacea* Bosc ex Delile. Étude en microscopies photonique et électroniques. Localisation et nature de la silice entrant dans sa constitution 313

KOSTERMANS A. J. G. H. — Nouveautés pour la flore indochinoise *(Guttifereae, Sterculiaceae, Lauraceae)* 333

GUILLAUMET J. L. — Une nouvelle espèce de Palmier nain de Madagascar 341

CROIZAT L. — Quelques réflexions sur la morphologie, la morphogénèse et la symétrie 351

DATE DE PUBLICATION DU FASC. 2, 1973 : 31 Juillet 1973.

La publication d'un article dans Adansonia *n'implique nullement que cette revue approuve ou cautionne les opinions de l'auteur.*

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, sér. 2, 13 (3) : 255-271, 1973.

GÉOPHYLÉTIQUE FLORALE DES SAPOTACÉES

par A. AUBRÉVILLE

Il est intéressant d'étudier simultanément les directions de l'évolution chez les fleurs d'une famille aussi répandue dans les pays tropicaux que les Sapotacées et les régions du globe dans lesquelles cette activité évolutive s'est manifestée le plus anciennement et le plus intensément. C'est ce que nous avons appelé la géophylétique de quelques tribus de Sapotacées dans plusieurs notes publiées dans « Adansonia » (**27**, **28**, **32**). Nous nous proposons ici d'esquisser cette recherche à l'ensemble de la famille. Elle est aujourd'hui suffisamment connue, bien que des unités systématiques soient encore obscures, notamment autour de l'Océan Pacifique occidental, pour qu'il soit possible de l'engager à des fins, pour le moins heuristiques.

Nous constaterons ces faits que des grands types floristiques et phylétiques ayant une valeur tribale dans la classification sont liés assez exactement à leur répartition géographique et à leur origine laurasienne ou gondwanienne, et qu'il existe visiblement encore quelques témoins des anciens centres géographiques de phylétisme. Parmi les 128 genres de Sapotacées que j'ai reconnus précédemment (**13**), on peut distinguer des phylums, les uns très répandus géographiquement et courtement mais abondamment ramifiés, d'autres au contraire très peu branchus et même parfois réduits à des genres isolés dont l'évolution semble suspendue ou plutôt qui ont épuisé leur potentialité évolutive. Tous ont un support géographique précis.

Notre méthode de recherche se propose de découper dans ces 128 genres des groupes naturels, correspondant généralement aux divisions établies par les systématiciens de la famille, mais pas nécessairement, puis d'essayer de distinguer dans chacun de ces groupes, les genres qui paraissent les plus évolués et aussi, surtout, les moins évolués, ceux donc qui se placent à la base des phylums.

Nous avons été amené à cette conviction que l'*évolution chez les fleurs de Sapotacées, allait toujours dans le sens de la simplification* et de l'orthogenèse : réduction du nombre des pièces florales, pétales et surtout étamines, des loges ovulaires, réduction puis ablation des appendices pétalaires, tendance à la diécie, celle-ci assez rare, et enfin tendance à la soudure des pièces dans chaque cycle de l'organisation florale.

La disparition des appendices pétalaires peut se faire par deux pro-

Source : MNHN, Paris

cessus. Ils se réduisent puis disparaissent d'un type plus primitif (*Labramia*) à un type évolué (*Faucherea*). Dans un autre cas ils se développent au contraire au détriment du lobe pétalaire qui se réduit à un fil (*Tieghemella*) puis finalement il y a soudure des appendices et du pétale initial, l'ensemble apparaissant alors comme un nouveau lobe pétalaire (*Nispero*).

Le type le plus simple et aussi le plus banal est la fleur régulière, à 5 sépales imbriqués, une corolle gamopétale à 5 lobes, l'ovaire à 5 loges uniovulées. Cette marche générale vers la simplification, nous amène à suspecter les cas d'espèces et de genres anormaux par rapport aux types les plus communs, c'est-à-dire ayant des pièces florales en nombre anormal, très variable aussi, comme des taxons primitifs dont l'évolution est inachevée.

Certains sont à l'origine de phylums particuliers. Parfois même il est difficile de les rattacher à des groupes de genres stabilisés. Ils paraissent isolés. Ce sont des témoins archaïques de phylums perdus.

Il peut arriver de constater des variations dans le nombre des pièces d'un cycle, par rapport au nombre stable constaté dans le groupe des autres genres affines. Par exemple, le nombre des staminodes est fixe ou nul chez de nombreux genres, c'est le cas commun. Cependant chez certains genres d'un même groupe, certainement naturel par l'existence de nombreux autres caractères communs, le nombre des staminodes pourra varier d'une espèce ou d'une fleur à l'autre, de 0 au chiffre normal. Nous ne les séparerons pas, génériquement parlant, de ce groupe, contrairement à ce que proposait Baehni (**21**, **22**). Pour nous il s'agit de cas d'évolution inachevée, vers la disparition totale des staminodes.

L'hétéromérie pose des problèmes complexes de phylogénie. Certains genres n'ont pas atteint leur parfaite stabilité en ce qui concerne le nombre des pièces de chaque division florale. Par exemple, on y comptera 4 ou 5 sépales d'une fleur à l'autre. La moyenne qui découlera de nombreuses analyses, déterminera un nombre 4 ou 5, caractéristique du genre instable en cause. Au contraire — c'est le cas le plus fréquent —, ce nombre sera toujours 4 ou 5, le genre est parfaitement stable quant à ce caractère.

Il existe aussi des cas de genres stables, isolés par leur structure du type normal du groupe auquel ils sembleraient devoir être rattachés. Ce sont d'anciens rameaux courts d'un phylum dont ils se sont détachés, mais dont l'évolution s'est arrêtée. Il y a enfin vraisemblablement des genres tératogènes.

Dans chaque groupe phylétique les caractères qui nous paraissent les plus archaïques sont : le grand nombre des pièces pétalaires, la présence d'appendices pétalaires dorsaux ou latéraux, le grand nombre des étamines, double, triple ou quadruple du nombre des pétales ou indéfini, le grand nombre des loges de l'ovule, en règle générale l'irrégularité et le désordre.

Les caractères des genres les plus évolués sont : la fixité de l'organisation florale conforme à un type déterminé, en nombre de pièces de la corolle, de l'androcée et du gynécée, l'absence d'étamines alternipétales remplacées par des staminodes lesquels parfois disparaissent complètement

Source : MNHN, Paris

ou presque, et enfin la diminution du nombre des ovules qui chez certains genres du type pentamère courant se réduisent à 3, 2 et exceptionnellement 1.

Dans un essai de géophylétique d'une grande famille nous ne pouvons songer à reconstituer des phylums où chacun des 128 genres trouverait sa place probable ou vraisemblable dans une filiation cohérente établie entre le genre le plus archaïque et le genre le plus évolué. Aussi bien notre propos ne consiste, à l'intérieur de grands groupes naturels évidents, qu'à réunir des genres qui, proches les uns des autres, sont, plutôt que des lignées phylétiques dont la continuité serait parfaitement établie, de simples fragments ou des rameaux de ces lignées ou encore marquent simplement des niveaux évolutifs. Parfois aussi lorsque nous rapprochons plusieurs genres dans un groupe phylétique naturel, et qu'il s'agit de genres très individualisés et très distincts les uns des autres, si nous donnons encore à ce groupe le nom de phylum, sans doute conviendrait-il mieux de dire « chaîne phylétique », c'est-à-dire que ces genres appartiennent à des phylums qui furent dans des temps très anciens issus d'une même souche totalement disparue et dont il ne subsiste plus que des chaînons épars.

Pour tenter de retrouver les lignes continues de l'évolution, pour aller plus loin que nous l'avons fait il faudrait probablement mettre en cause d'autres éléments tirés de la cytologie, des pollens et, notamment des graines si caractéristiques de nombreux genres. Mais le sens de l'évolution chez les graines et les pollens n'a — à ma connaissance — fait l'objet d'aucune hypothèse. Nous nous sommes ainsi limités à l'évolution florale.

Nous n'envisageons donc pas de suivre parallèlement l'évolution florale et celle des graines. Rappelons cependant quel grand intérêt tous les botanistes systématiciens des Sapotacées ont attribué aux types de graines pour définir et classer les genres. Nous-mêmes y avons attaché une très grande importance en vue d'établir une classification pratique des genres (**13**). Il est incontestable qu'il y a pour chaque genre un certain type floral et un certain type de graine. Cependant en vue d'une classification de grands groupes naturels, il m'a semblé préférable de ne pas tenir compte des graines. Il existe, c'est un critère primordial, un type de graine caractéristique de la famille qui devrait permettre aux paléontologistes en possession d'une graine de reconnaître la présence de la famille. Ceci étant reconnu, la considération de l'important genre *Capurodendron* de Madagascar (**7**) m'a fait quelque peu douter de l'importance fondamentale et prioritaire qu'il convenait d'attribuer aux graines dans une classification phylétique des Sapotacées. Ce genre en effet défini pour chacune de sa vingtaine d'espèces par un type de fleur bien fixé, a des graines parfois très variables d'une espèce à l'autre. Rappelons brièvement que les graines de Sapotacées sont remarquables par leur division externe en deux zones : l'une dite « cicatrice ventrale » correspond à l'insertion de l'ovule sur l'axe de l'ovaire, zone rugueuse grise; l'autre est parfaitement lisse, brune, brillante comme vernissée. Le développement relatif de cette cicatrice ventrale aux dépens de la zone vernissée, sa forme, sont des caractères très généralement génériques.

Revenons donc aux seuls phylums floristiques. Ils se classent en 4 grands

Source : MNHN, Paris

groupes bien fixés en *considération du nombre et de la disposition des sépales :*

1° 2 + 2 sépales, en deux cycles valvaires.

2° 3 + 3 sépales, en deux cycles valvaires.

3° 4 + 4 sépales, en deux cycles valvaires.

4° 5 sépales imbriqués (parfois 4 ou 6), libres ou rarement partiellement soudés à la base.

Le nombre des sépales et leur disposition valvaire ou imbriquée nous ont paru être les caractères les plus stables chez la famille des Sapotacées. Dans un système phylétique de classement leur place est donc en tête.

Je n'ai aperçu que très exceptionnellement à l'intérieur d'un genre des transitions, des passages d'un groupe à un autre. *Shaferodendron*, Manilkarée de l'Amérique centrale du deuxième groupe, a des fleurs hexamères et parfois tétramères. Le genre est mal connu, et faute d'informations suffisantes, il n'est pas possible actuellement de savoir s'il s'agit de variations anormales individuelles ou d'une véritable mutation génétique.

Groupe 1

Le premier groupe est exclusivement indopacifique (Madhucées). Les étamines sont en nombre 2 à 3 fois supérieur à celui des pétales. Certains *Burckella* de Nouvelle-Guinée et *Madhuca* d'Indochine ont jusqu'à 40 étamines. La Nouvelle-Calédonie fait une exception remarquable avec le genre *Leptostylis* à 2 + 2 sépales, mais les étamines (6-8) sont en nombre égal à celui des pétales. Il n'est donc pas une Madhucée. Ce genre unique est hétéromère et hétéromorphe. Le seul genre qui pourrait lui être comparé est le genre polynésien *Nesoluma*, très polymorphe.

Groupe 2

Dans le deuxième groupe, la tribu des Palaquiées est indo-malaise exclusivement. Madhucées et Palaquiées formant ensemble la sous-famille des Madhucoïdées constituent l'élément essentiel et original des Sapotacées indo-pacifiques d'origine laurasienne répandues dans le sud de la Chine, les péninsules indienne et indochinoise, surtout en Indonésie, avec quelques pointes avancées en Mélanésie (Nouvelle-Guinée, I. Fidji, I. Salomon, I. Moluques).

Une grande irrégularité floristique est générale chez les Madhucoïdées du premier et du deuxième groupe. Elles sont incontestablement d'origine laurasienne. On cite une seule espèce de *Palaquium* au nord de l'Australie. La Nouvelle-Guinée, d'origine gondwanienne, et les îles voisines comprennent cependant des espèces de Palaquiées, néanmoins l'incontestable centre de dispersion principal des *Palaquium* et *Madhuca* se place des I. Philippines à Bornéo et à la péninsule malaise. La Nouvelle-Guinée et Fidji paraissent être les centres de *Burckella*. Ce genre pourrait alors appartenir à un phylum gondwanien distinct de celui des Madhucées bien qu'aucune espèce ne soit reconnue en Australie et en Nouvelle-Calédonie voisines. Aucune filiation n'est concevable entre ce groupe laurasien des Madhucoïdées, et les autres groupes gondwaniens africains et américains.

Source : MNHN, Paris

Un groupe très important à calices à 2 verticilles, de 3 + 3 sépales, est celui des Manilkarées. Il est très répandu surtout en Amérique, en Afrique et à Madagascar. Nous l'avons déjà étudié d'un point de vue géophylétique (27). Nous résumons donc. Le genre *Manilkara* est le seul qui parmi les Sapotacées soit pantropical. Son organisation florale est bien définie, 3 + 3 sépales, 6 pétales, 6 étamines, 6 staminodes, ovaire à 6-12 ovules. Les lobes corollins sont munis d'appendices dorsaux, plus ou moins développés. Les staminodes alternipétales sont incontestablement des étamines avortées. Une preuve en est donnée par deux genres monospécifiques très voisins, *Murianthe* aux Antilles et *Muriea* en Afrique orientale, qui ont conservé leurs deux cycles d'étamines, épi- et alternipétales. Ils sont donc à classer parmi les ancêtres directs du genre *Manilkara* dont certains botanistes ne les séparent d'ailleurs pas. On peut observer aussi dans des cas exceptionnels la transformation des staminodes rudimentaires en étamines normales ou dégradées. Outres les genres *Muriea* et *Murianthe*, nous l'avons vue sur un *Sarcosperma* du Vietnam, un *Faucherea* de Madagascar, et sous forme d'anthères avortées chez un *Eberhardtia* du sud de la Chine.

On est tenté de placer dans ce phylum des *Manilkara* le genre *Letestua* de l'Afrique équatoriale. Il est bien une Manilkarée mais d'un type plus primitif puisqu'il a de 12 à 18 pétales munis d'appendices dorsaux, 12-18 étamines, aucun staminode. Ce genre est monospécifique. Nous le considérons comme un fossile vivant chez les Manilkarées, sans descendance.

Le phylum *Manilkara* est ramifié d'une part en Amérique centrale et d'autre part, à Madagascar. En Amérique centrale et aux Antilles les appendices dorsaux des pétales disparaissent plus ou moins chez *Nispero* (*Achras* des auteurs). Au Honduras une mutation locale conduit au genre *Shaferodendron* où les lobes pétalaires se réduisent à des appendices filiformes mais où se distinguent bien les appendices latéraux. La corolle est longuement soudée en un tube, au sommet duquel se trouvent les anthères sessiles; les staminodes ont disparu. Ce genre est encore mal connu de même qu'une autre forme, *Manilkara staminodella*, également de l'Amérique centrale.

A Madagascar le phylum *Manilkara* est marqué, outre *Manilkara*, par le genre *Labramia* peu différent structuralement de *Manilkara*, puis par *Faucherea* chez lequel les appendices pétalaires ont disparu, tandis que les staminodes se réduisent à des écailles. Ces genres se distinguent aussi par leurs graines.

Aux Iles Seychelles nous trouvons des *Northea* (*Northia*) proches des *Labramia*, avec des appendices pétalaires rudimentaires et des graines énormes. Aux Iles Carolines se distingue aussi un *Northiopsis* mal connu, à rapprocher de *Faucherea*.

Le phylum *Manilkara* se dessine ainsi avec 3 branches phylétiques l'une de l'Amérique centrale, l'autre africaine et la troisième, malgache.

Source : MNHN, Paris

Murianthe ↘ *Muriea* ↗ *Manilkara* ↗↘ *Nispero* ↗→ *(Manilkara staminodella?)* *Shaferodendron*

Labramia ↗→↘ *Northea* *Faucherea* *Northiopsis?*

Ce groupe phylétique est gondwanien; ses formes les plus primitives se trouvent en Afrique, en Amérique centrale, puis, les plus récentes, également en Amérique centrale. Reste, très isolé géographiquement, le genre *Northiopsis* des îles Carolines.

L'extension actuelle des *Manilkara* est considérable en Amérique, en Afrique et à Madagascar. Une des raisons, sans doute la principale, est que beaucoup d'espèces sont ripicoles ou suivent le littoral des mers ou encore sont transocéaniennes et s'établissent d'île en île, avant de pénétrer les forêts denses de l'intérieur. Ainsi nombre d'entre elles se sont multipliées dans la forêt amazonienne, et dans les forêts denses africaines. D'autres longent les rivages de l'Océan Atlantique, en Amérique et en Afrique, puis ceux de l'Océan Indien. Certaines se sont répandues dans de nombreuses îles océaniennes (Malaisie et Mélanésie), et depuis la péninsule indienne jusqu'à Haïnan donnant naissance à des espèces (formes?) endémiques insulaires : *M. roxburgiana* (Inde), *M. kauki* (Inde, Malaisie), *M. hexandra* (Inde, S. Chine), *M. dissecta* (Nouvelle-Calédonie), *M. udoido* (I. Caroline 5), *M. smithiana* (I. Fidji), *M. celebica* (Célèbes), *M. kanosiensis* (Nouvelle-Guinée, Moluques), *M. samoensis* (Samoa), *M. fasciculata* (Nouvelle-Guinée, Moluques), *M. vitiensis* (Fidji), *M. napali* (Nouvelle-Guinée).

Ces intrusions transocéaniennes et apparemment laurasiennes ne peuvent infirmer l'origine gondwanienne de *Manilkara*, peut-être d'ailleurs polyphylétique.

Un dernier genre reste à placer dans le 2e groupe, *Labourdonnaisia*, strictement endémique de Madagascar et des Mascareignes. Sa structure est très irrégulière d'une espèce à l'autre et même chez la même espèce. Il compte 10-15 pétales, presque libres, et 11-25 étamines, quelques-unes parfois remplacées par des staminodes. C'est pour nous le cas typique d'une Manilkarée très primitive, qui n'a plus évolué et n'a pas trouvé une organisation définitive.

Groupe 3

Groupe systématique des Mimusopinées, à 4 + 4 sépales valvaires, pétales avec appendices. Typiquement africain et malgache sans aucun représentant américain. Déjà étudié d'un point de vue géophylétique (**28**). Nous résumons donc, 4 genres sont d'un type primitif stabilisé, et se disdinguent surtout par les types de leurs graines. Le seul genre *Vitellaria* (Karité) de l'Afrique boréale sèche des savanes boisées et forêts claires a perdu ses appendices pétalaires. Il se place donc au niveau le plus élevé du phylum. Madagascar par le grand nombre des espèces de *Mimusops* semble avoir été un centre de distribution de ce genre. Les Mimusopinées sont malgaches et d'Afrique centrale et orientale. Quelques-unes suivant

Source : MNHN, Paris

les fleuves ont émigré du centre de l'Afrique vers la côte occidentale atlantique où le phylum s'est épanoui avec les trois genres de forêt dense humide, *Tieghemella*, *Autranella*, *Baillonnella* dont les lobes pétalaires se réduisent au profit de leurs appendices latéraux.

Une seule espèce de *Mimusops*, *M. elengi*, est errante dans les régions maritimes indo-pacifiques, en Indo-malaisie et en Mélanésie, jusqu'à Hawaï.

Groupe 4

Pentasépalées. Il est de beaucoup le plus important par le nombre des genres et l'emprise considérable de l'ensemble de leurs aires. Nous avons déjà exposé (**32**, **28**) les principes de sa phylogénie. Rappelons que les phylums « s'élèvent » : depuis la disparition des appendices pétalaires, la soudure plus longue des pétales, donc la longueur relative plus grande du tube de la corolle; la plus grande longueur de la partie soudée des filets des étamines sur le tube corollin; la présence puis l'absence des staminodes alternipétales; la diécie; la réduction du nombre des loges de l'ovaire de 5 à 1.

Quelques rameaux phylétiques courts se caractérisent par la soudure des sépales à leur base, bien marquée chez certains genres africains (*Synsepalum*, *Pachystella*, *Afrosersalisia*), ou par une couronne, soudée en haut du tube de la corolle, formée par la base soudée des étamines et des staminodes. Ce dernier caractère a justifié la séparation du genre *Englerophytum* en Afrique chez qui il est très accusé. C'est une tendance fréquente chez les *Manilkara* de la soudure de la base des filets des étamines et des staminodes; elle n'a pas motivé des divisions génériques, en raison de la difficulté d'établir des limites quantitatives fondées sur ce caractère fluctuant. Mais il est opportun de noter cette tendance phylogénétique.

Les genres de ce 4e groupe sont très nombreux en Amérique, en Afrique et en Nouvelle-Calédonie-Australie. Ils constituent un vaste groupe gondwanien. Il est difficile d'y séparer des phylums et de désigner les archétypes les plus primitifs d'autant plus que l'évolution semble s'être faite en réseau, c'est-à-dire hétérochronologiquement et non linéairement. Dans certains genres elle s'est manifestée par exemple par la disparition des staminodes, caractère évolué, tandis que les filets des anthères demeuraient libres ou presque, caractère primitif; plus rarement l'évolution a modifié parallèlement étamines et staminodes. La réduction du nombre des loges de l'ovaire et des ovules est aussi un palier évolutif terminal vers la simplification. Ce palier est atteint en Amérique chez au moins 8 genres, n'ayant plus que 2 ovules ou même un seul (*Franchetella*, *Eremoluma*, *Diplöon*). Tous ces genres ont des anthères subsessiles, insérées au bord d'un tube corollin relativement long. Nous les considérons comme des aboutissements d'un même phylum ou de plusieurs phylums parallèles. En Afrique ce cas ne se présente pas.

Les genres pentamères réguliers sont nombreux tant en Amérique qu'en

Source : MNHN, Paris

Afrique. Nous en comptons une vingtaine en Amérique, une quinzaine en Afrique, une douzaine en Nouvelle-Calédonie dont certains existent également en Australie, auxquels il faudrait ajouter les genres à 1-2 ovules soit une dizaine en plus en Amérique. Ce groupe pentamère régulier, était donc très répandu au Gondwana. Il me paraît impossible de les rassembler tous en phylums vraisemblables suivant les sens évolutifs que nous avons proposés, il est même difficile de désigner les types les plus anciens. En Afrique, nous suggérerions le genre *Vincentella*, ripicole, très irrégulier, statistiquement pentamère, avec une corolle à lobes persque libres, des étamines à longs filets également libres ou presque, et des staminodes presque libres, aussi longs que les filets des étamines. A partir du schéma de *Vincentella* on peut par réductions et soudures aboutir à tous les autres genres. Dans l'ensemble il apparaît que l'évolution dans ce groupe a plus progressé en Amérique qu'en Afrique.

On remarquera que si l'évolution s'est faite parallèlement en Amérique et en Afrique, il n'y a aucun genre strictement commun à l'Amérique du sud et à l'Afrique, en dépit d'origines vraisemblablement communes. J'ai noté déjà (**13**) qu'un genre africain avait détaché une espèce en Amérique (*Gambeya*) et peut-être, à l'opposé, un *Ecclinusa* en Afrique, mais ces faits demanderaient des vérifications, et s'ils se confirmaient seraient peut-être relativement récents.

En Malaisie peu de genres peuvent être rapprochés du vaste groupe africano-américain. Nous ne citerons que *Fontbrunea* et *Burearella*, tous deux présents également en Nouvelle-Guinée.

Tous ces genres gondwaniens ne se distinguent systématiquement entre eux que par des caractères morphologiques secondaires des fleurs : bractées à la base du calice; présence, absence ou irrégularité des staminodes; degré de soudure des filets des étamines sur la corolle, sépales soudés ou accrescents, etc., ou encore, forme des fruits et des graines (forme et développement des cicatrices ventrales), présence ou non d'albumen.

En Amérique nous pouvons dégager quelques groupements :

Phylum assez homogène des Poutériées : Fleurs tétramères parfaitement stabilisées. Alors que dans le 4e groupe la très grande majorité des fleurs sont pentamères, la tétramérie est caractéristique et constante chez certains genres de Poutériées. En Amérique du sud, on peut relever un véritable groupement phylétique : *Pouteria-Neolabatia-Pseudocladia-Pseudolabatia-Gomphiluma-Sandwithiodoxa-Paralabatia-Chlorolucuma*, tous genres à filets soudés seulement à la base ou vers la base du tube de la corolle. Les ovaires sont à 4 loges, parfois même à 2 loges seulement (*Sandwithiodoxa*, *Pseudocladia* (*P. P.*). Ces deux derniers genres seraient alors suivant notre schéma évolutif, les plus évolués de ce groupe de Poutériées. *Sandwithiodoxa* possède toutefois ce caractère primitif de pétales et d'étamines presque libres.

Il n'existe aucune Poutériée tétramère en Afrique.

En Amérique du sud existe un curieux genre monospécifique, tétra-

Source : MNHN, Paris

mère, stable, *Paramicropholis* qui est très proche du très grand genre pentamère *Micropholis*, et ne s'en distingue que par la tétramérie et de curieux fruits ailés. Il est à noter qu'une autre espèce rapportée avec raison à *Micropholis*, est également à fleurs tétramères, *M. venulosa*. Elle marque ainsi le passage de la pentamérie à la tétramérie dans le genre *Micropholis*.

PHYLUM PAUCI-UNIOVULÉ : Il est possible aussi de grouper en un même phylum très évolué les genres où les ovules ne sont plus que 1-2. Anthères subsessiles : *Paralabatia*, *Pseudoxythece*, *Neoxythece*, *Piresodendron*, *Podoluma*, *Eremoluma*, *Diplöon*, *Franchetella*.

PHYLUM DES ECCLINUSÉES : *Ecclinusa*, *Prieurella*, *Ragala*, *Micropholis*.

PHYLUM DES CHRYSOPHYLLUM : *Chrysophyllum* (8-10 ovules), *Cynodendron*.

PHYLUM DES NÉMALUMÉES : Il est parallèle en Amérique du sud au phylum africain des Donellées, avec un genre commun *Gambeya*, celui-ci essentiellement africain et malgache. Il comprend les genres *Chloroluma*, *Nemaluma*, *Villocuspis*.

PHYLUM DES GLYCOXYLÉES : *Neopometia*, *Glycoxylon*, *Pradosia*.

En Afrique nous pouvons également distinguer quelques phylums :

PHYLUM DES DONELLÉES : *Donella*, *Gambeya*, *Gambeyobotrys*; Afrique et Madagascar.

PHYLUM DES SYNSÉPALÉES : *Synsepalum*, *Afrosersalisia*, *Pachystela*.

PHYLUM DES ENGLEROPHYTÉES : *Neoboivinella*, *Zeyherella*, *Pseudoboivinella*, *Englerophytum*.

La Nouvelle-Calédonie est exceptionnellement riche en Sapotacées (provisoirement 16 genres, 80 espèces) (**23**). Cette flore a des affinités avec la flore australienne; mais à l'exception du genre indo-pacifique très répandu *Planchonella*, elle est largement endémique.

Le genre *Leptostylis* est un genre à 2 + 2 sépales, hétéromère et hétéromorphe qui ne se rapproche d'aucun autre phylum. Peut-être s'agit-il d'un genre tératologique. Rappelons qu'un rapprochement douteux pourrait être fait avec le genre polynésien *Nesoluma*.

Tous les autres genres sont du 4e groupe des fleurs pentamères à 5 sépales imbriqués, le plus souvent régulières, parfois un peu hétéromorphes. Il est possible que *Ochothallus* puisse être dans cette série le plus primitif. Les autres ont des fleurs peu distinctes d'un genre à l'autre, les séparations génériques se fondent principalement sur les types de graines. Il existe donc en Nouvelle-Calédonie un phylum comptant plusieurs genres, proches par ailleurs de genres australiens (**19**) (*Sersalisia*, *Van Royena*, *Amorphospermum*), ou même communs (*Bureavella*, *Rhamnoluma*, *Pichonia*, *Niemeyera*). Des rapprochements peuvent aussi être faits avec des genres mélanésiens (*Albertisiella*, *Burckella*).

Source : MNHN, Paris

Cas de genres à fleurs hétéromères. Nous avons proposé au début de cette note des explications possibles de ces genres. Citons quelques exemples : Fleurs à 4-5 sépales, mais avec des corolles et androcées hétéromères. En Amérique; *Caramuri* (8-10 pétales et étamines, 2 loges), *Radlkoferella* (4 sépales 6-8 pétales et étamines, 6-12 loges), *Richardella* proche du précédent (5 sépales, parfois 6 pétales et étamines), *Cynodendron* parfois hétéromorphe (4-)5(-6) sépales, 6 loges. En Afrique *Wildemaniodoxa* (5 sépales, 10 pétales et étamines, 10 loges). Des genres à fleurs pentamères mais à nombreux ovules et gros fruits à 8 graines se présentent aussi en Afrique : *Breviea*, *Aubregrinia*. En Nouvelle-Calédonie nous rencontrons *Ochrothallus* pentamère à 7-10 pétales, autant d'étamines, et 5 loges. En Australie, *Krausella* est hexamère et irrégulier (6-8 sépales, 6 pétales, 6 loges). Il est difficile avec les seules informations actuelles, d'intercaler ces espèces à structure anormale, à la base de phylum précis. Un cas particulièrement difficile à interpréter est celui du genre polynésien *Nesoluma* (36), hétéromorphe, connu des I. Touamoutou, des I. Hawaï, de Tahiti. Les sépales sont au nombre de 3 à 5, la moyenne d'après de nombreux comptages (37), est de 4. Les pétales varient de (4-) 8-10 (-12), de même les étamines. L'ovaire est à (2-) 3-5 (-6) loges. Il est impossible de suggérer avec conviction sa filiation avec d'autres genres laurasiens ou gondwaniens indo-pacifiques. Son isolement en plein Océan Pacifique est actuellement inexplicable. Ce genre est à la limite la plus orientale de la famille des Sapotacées.

PHYLUM OU CHAINE PHYLÉTIQUE DES OMPHALOCARPÉES.

Les Omphalocarpées forment un groupe naturel bien caractérisé de l'Afrique occidentale à Madagascar, par les calices à 5(-6) sépales, une corolle à 5-7 pétales, des *faisceaux* de 2-6 étamines épipétales, de larges staminodes et des ovaires parfois à loges très nombreuses. Si les 4 genres de ce groupe gondwanien se rapprochent avec évidence, ils sont eux-mêmes très individualisés. Il s'agit bien d'une chaîne phylétique mais il y a un énorme intervalle structural entre *Omphalocarpum* dont les gros fruits cauliflores contiennent jusqu'à une trentaine de graines aplaties et *Tsebona* malgache à 5 loges et énormes graines dont la cicatrice ventrale recouvre presque toute la surface, à l'exception d'une très étroite plage lisse. On est donc en présence d'une chaîne phylétique gondwanienne des plus primitives et des moins évoluées.

On pourrait rattacher à ce groupe, les *Pycnandra* néocalédoniens, à faisceaux de 2-3 étamines épipétales, et le genre cauliflore monospécifique *Magodendron* de la Nouvelle-Guinée.

PHYLUM DES MIXANDRÉES.

Proches par leur primitivité des Omphalocarpées sont les deux genres indo-malais, *Mixandra* (Himalaya, Birmanie) et *Diploknema* (Indonésie) caractérisés par leurs 10 pétales, les très nombreuses étamines *non groupées en phalanges*, 16-40 (-80), l'absence de staminodes et les ovaires à 5-18 loges.

Groupe donc très irrégulier, très primitif, et laurasien d'origine.

Source : MNHN, Paris

PHYLUM INDOCHINOIS DU GENRE EBERHARDTIA.

Ce genre a la même organisation florale que les *Manilkara* gondwaniens : pétales très réduits, pourvus d'appendices pétalaires, anthères épipétales, mais fleur nettement pentamère. Il s'agit dans l'Asie du sud-est laurasienne d'un genre complètement isolé, non évolué, d'un phylum perdu.

PHYLUM DES LECOMTEDOXÉES ET KANTOUÉES.

Il regroupe 5 genres de l'Afrique des forêts denses humides : *Lecomtedoxa*, *Gluema*, *Neolemonniera*, *Inhambanella*, *Kantou*. Comme le précédent genre *Eberhardtia* tous les cinq ont des structures de manilkarées, avec des pétales à appendices dorsaux, mais les fleurs sont pentamères. En dépit des ressemblances avec *Eberhardtia* il nous paraît plutôt qu'il s'agit de genres témoins paucispécifiques, de relictes à localisation étroite, d'une série gondwanienne strictement africaine.

PHYLUM LAURASIEN DES BUMÉLIÉES ET GONDWANIEN (?) DES SIDÉROXYLÉES.

Nous lui avons déjà consacré une étude (**32**). Résumons donc. Le genre archaïque *Bumelia*, aux pétales munis d'appendices latéraux, et le genre *Dipholis* très voisin, sont en Amérique à la base d'un phylum dans lequel se place naturellement le genre *Mastichodendron* qui a perdu ses appendices pétalaires. Des fossiles de *Bumelia* pliocène sont signalés en France. Le genre se retrouve en Indochine, avec une espèce dont on ignore encore le fruit (**9**). A l'extrémité orientale de l'aire des *Bumelia*, nous avons ajouté au phylum des Buméliées un genre sino-vietnamien à 2-3 espèces, *Sinosideroxylon*, sans appendices pétalaires. Nous ajouterons encore un genre sino-indochinois de 14 espèces, *Xantolis* (**9**), que nous avions précédemment rapporté aux Planchonellées en raison de la morphologie de la graine.

Amérique	Europe	Inde	Sud-Chine, Indochine
Bumelia → *Mastichodendron* *Dipholis*	*Bumelia* fossile	*Monotheca* (Inde)	*Bumelia* *Sinosideroxylon* *Xantolis*

Monotheca est le cas unique d'une Sapotacée à 5 ovules, dont les cloisons ovariennes se sont résorbées.

Cette chaîne laurasienne est-elle un véritable phylum? Les données manquent, qui permettraient de préciser.

Un autre problème connexe se pose, celui de l'appartenance à cette chaîne des Buméliées, du genre *Sideroxylon* et des deux genres apparem-

Source : MNHN, Paris

ment dérivés, *Spiniluma* éthiopien, *Argania* marocain. J'ai déjà montré (**32**) l'extraordinaire distribution du genre vrai *Sideroxylon* qui, sans intermédiaire, va des îles atlantiques (Madère, Ténérife, Archipel du Cap Vert) à l'Afrique orientale (1-2 espèces, de la côte des Somalis à la côte de la province du Cap en Afrique du Sud), pour s'épanouir largement à Madagascar (6 spp., 3 var.) (**29**) et aux I. Mascareignes (**30, 35**) (Réunion 2 esp., 1 var.; Maurice 4 esp., 2 var.). L'aire des *Sideroxylon* contourne donc l'Afrique par l'est et le nord, sans pénétrer l'intérieur du continent africain, ce qui est un cas extraordinaire.

Sideroxylon genre d'Afrique orientale et surtout malgache peut-il être rattaché à une chaîne laurasienne de Buméliées dont il ne constituerait qu'une dérivation enfoncée profondément vers le sud au Gondwana? Nous hésitons aujourd'hui à l'affirmer, en raison de cette extraordinaire divergence géographique nord-sud.

La conception opposée est tentante d'un phylum à base malgache, donc gondwanien. On pourrait aussi lui adjoindre à Madagascar, le genre endémique à nombreuses espèces, *Capurodendron*. *Sideroxylon* et *Capurodendron* se séparent très nettement par les graines, à cicatrice de la graine basilaire, à embryon horizontal chez le premier, à cicatrice latérale et embryon vertical chez le second. Mais on peut observer des variations chez les graines de ces genres qui diminuent leur différence. *Capurodendron* ainsi que je l'ai fait remarquer est assez extraordinaire parmi les Sapotacées par les variations spécifiques des graines, quelques-unes étant même basiventrales, tandis que d'autre part chez certains *Sideroxylon* des Iles Mascareignes, l'embryon est oblique et non franchement horizontal, ainsi la graine et le fruit deviennent ellipsoïdes allongés et non pas aplatis comme chez les *Sideroxylon s.str.*

CONCLUSIONS

De cette étude nous pouvons extraire quelques conclusions récapitulatives à la géophylétique de la famille des Sapotacées :

A. — CHAINES PHYLÉTIQUES LAURASIENNES.

Les moins développées. L'une d'elle, la première citée, s'étend de l'Amérique centrale et du nord de l'Amérique du Sud, à l'Europe, à l'Asie du sud-est et à l'Indomalaisie.

1° Phylum des Buméliées : Archétypes à appendices pétalaires (*Bumelia*, *Dipholis*). Fleurs pentamères. Types dérivés : Amérique du Sud (*Mastichodendron*), Indochine (*Xantolis*, *Sinosideroxylon*).

2° Phylum des Sidéroxylées : Fleurs pentamères, Madagascar, I. Mascareignes, Côte orientale d'Afrique, Iles Atlantiques. Types terminaux possibles : Maroc, *Argania*; Madagascar, *Capurodendron*. Rappelons que ce phylum pourrait être en réalité gondwanien si la radiation s'effectuait du sud (Madagascar), vers le nord.

Source : MNHN, Paris

3° Phylum des Mixandrées : Archétypes à nombreuses étamines. Asie du sud-est et Indonésie.

4° Phylum éteint du genre Eberhardtia : Fleurs pentamères. Archétypes à appendices pétalaires. S. Chine, Vietnam.

5° Phylum des Madhucées : Archétypes irréguliers. Calice à deux verticilles de 2 sépales valvaires, 2 fois ou plus d'étamines que de pétales. Exclusivement indo-pacifique.

6° Phylum des Palaquiées : Calice à 2 verticilles de 3 sépales valvaires. Étamines 2-3 fois autant que de pétales. Fleurs régulières. Indo-malaisie exclusivement (*Palaquium, Aulandra*).

B. — CHAINES PHYLÉTIQUES GONDWANIENNES.

7° Phylum des Manilkarées : Archétypes à appendices pétalaires. Calice à 2 verticilles de 3 sépales valvaires.

— Archétype antillais : *Murianthe*, 2 cycles d'étamines épi- et alternipétales. Phylum américain : *Manilkara, Nispero, Shaferodendron.*

— Archétype sud-africain : *Muriea.* 2 cycles d'étamines épi- et alternipétales. Phylum africain : *Manilkara*; Phylum malgache : *Labramia-Faucherea*; Phylum 1. Seychelles : *Northea*; Phylum ? 1. Carolines : *Northiopsis.*

— Archétype d'Afrique centrale : *Letestua.* 12-18 pétales et étamines. Peut-être base d'un phylum africain à *Manilkara;* ce genre pourrait alors avoir des origines polyphylétiques.

— Archétype sans appendice pétalaire. Fleurs irrégulières, pétales et étamines nombreux. Madagascar et 1. Mascareignes : *Labourdonnaisia,* Phylum court. Peut être relié à *Letestua*?, lequel est plus primitif par ses appendices pétalaires.

8° Phylum des Mimusopées : Archétypes à appendices pétalaires. Calice à 2 verticilles de 4 sépales valvaires. Chaîne d'Afrique centrale et de Madagascar. Type terminal, *Vitellaria* de l'Afrique sèche (sans appendices pétalaires).

9° Phylum des Lecomtedoxées et Kantouées : Afrique. Appendices pétalaires.

10° Phylum des Omphalocarpées : Très primitif. Afrique et Madagascar. Faisceaux d'étamines épipétales parfois très nombreuses. Des staminodes. 4 genres très différenciés de *Omphalocarpum* (Af. W.) à *Tsebona* (Mad.).

11° Phylum des Pentasépalées : Correspondant aux tribus systématiques des Poutériées, Chrysophyllées, Malacanthées (**13**). Fleurs régulières, pentamères ou rarement hexamères et hétéromorphes, évolution marquée en Amérique du Sud vers la tétramérie et l'uni-ou pauciovulie. Phylums

Source : MNHN, Paris

abondamment représentés en Amérique du Sud, Afrique, Madagascar, Nouvelle-Calédonie, exceptionnellement en Malaisie et Mélanésie.

Types phylétiques américains terminaux : corolle à longs tubes et courts lobes, anthères sessiles ou subsessiles ou à très courts filets au sommet du tube. Nombre des ovules souvent réduit à 1-2.

Archétype africain : *Vincentella*. Fleurs irrégulières. Pétales, étamines et staminodes à longs filets, presque libres.

CENTRES D'ORIGINE.

Plusieurs centres d'origine paraissent se dégager, en raison de la présence d'archétypes vivants ou même de fossiles vivants, ou encore par l'abondance des genres attachés à certains phylums (centres de gravité).

— Amérique, Centre des Antilles et d'Amérique centrale : *Murianthe-Nispero*, *Bumelia*.

— Amérique du Sud : Poutériées.

— Afrique centrale : *Letestua*, *Muriea*, *Vincentella*, *Omphalocarpum*, *Lecomtedoxa-Kantou*.

— Madagascar et îles de l'Océan Indien : *Labramia-Faucherea-Northia*, *Labourdonnaisia*, *Sideroxylon-Capurodendron*, *Mimusops*, *Tsebona*, *Donella*.

— Asie du sud-est : *Eberhardtia*, *Mixandra*, Madhucées, Sarcospermées.

— Indomalaisie : Palaquiées-Madhucées.

— Australie-Mélanésie : Pycnandrées, *Leptostylis*.

Il apparaît d'après ce tableau récapitulatif que : 1° les chaînes phylétiques sont extrêmement dispersées dans le monde tropical, 2° les Sapotacées eurent une origine polytopique et peut-être même — quant à certains groupes — polyphylétique. Les chaînes laurasiennes sont peu nombreuses à côté des chaînes gondwaniennes. L'Afrique centrale est un centre nettement plus important que l'Amérique du sud. Seuls se sont développés en Amérique du sud des phylums appartenant au quatrième groupe des pentasépales. En revanche l'évolution dans ce groupe est plus avancée en Amérique qu'en Afrique. Les chaînes phylétiques dans l'ensemble sont beaucoup moins diversifiées en Amérique que dans l'ensemble des autres continents. Il convient de souligner le centre extraordinaire d'évolution que fut vraisemblablement Madagascar.

Une étude des fossiles complèterait ou autoriserait peut-être à modifier certaines conclusions. Malheureusement la paléontologie des Sapotacées n'est pas très étudiée. Nous avons noté des fossiles d'un genre collectif *Sapotites* dans l'Alaska (d'après EMBERGER), ce qui apporterait un argument supplémentaire à notre conception de l'origine crétacée des angiospermes les plus primitives dans une bande tropicale allant de l'Alaska à l'Asie du sud-est et à l'Indomalaisie.

Quel pourrait être l'archétype de ce 4e groupe des pentasépalées commun depuis l'Amérique à la Polynésie à tous les continents détachés de la Pangée? Considérant que les staminodes sont dans ce groupe d'une soixantaine de genres très fréquents et rudimentaires, le plus souvent réduits à de minuscules petits éperons, mais parfois aussi longs que les filets

Source : MNHN, Paris

des étamines, et que ces staminodes sont certainement des étamines avortées, existe-t-il un seul genre vivant où il y aurait 2 cycles d'étamines, l'un épipétale, l'autre alternipétale celui-ci destiné à disparaître plus ou moins rapidement dans le temps? Nous n'en avons pas rencontré. Cependant cet archétype existe dans le 2e groupe (*Muriea*, *Murianthe*). Il n'a pas de correspondant dans le 4e groupe. Le genre *Pycnandra* néo-calédonien avec des étamines par groupes de 2 pourrait s'en rapprocher; mais tous ces couples d'étamines sont épipétales. C'est plutôt dans le phylum des Mixandrées (Asie du S.E., Indonésie) que nous pourrions trouver les Sapotacées à 5 sépales, les plus archaïques. Elles ont ces caractères typiques que sont les très nombreuses étamines (jusqu'à 40 et plus) pressées les unes contre les autres et non soudées en phalanges, 8-10 pétales, un ovaire à 10 loges. Peut-être est-ce dans ce groupe très ancien, à l'aspect de fossile vivant, qu'il faudrait voir l'origine des Sapotacées du 4e groupe, antérieurement à la séparation de la Laurasie et du Gondwana. Remarquons qu'il est aujourd'hui strictement laurasien, géographiquement limité à l'extrémité de la bande tropicale laurasienne, qui fut dans une position relativement stable dans le mouvement général antécrétacé de la Pangée. C'est un autre argument qui pourrait être utilisé en faveur de l'origine des angiospermes sur la façade Pacifique de l'Asie du sud-est et de son prolongement indo-malais, sous les réserves que j'ai déjà développées dans des notes précédentes.

Le genre *Sarcosperma*, des confins de la Chine avec l'Inde, la Birmanie, le Siam et le Vietnam, est considéré tantôt comme une Sapotacée et parfois comme le type d'une petite famille monogénérique proche des Sapotacées. Des caractères très particuliers peuvent justifier cette séparation. Les fleurs sont d'une Sapotacée pentamère qui serait très évoluée, avec un ovaire 1-2 ovulé (**9**).

De cette étude générale retenons enfin cette conclusion d'essence biogéographique et même paléobiogéographique que l'assise des chaînes phylétiques des Sapotacées est nettement continentale, et qu'on retrouve aussi avec vraisemblance leurs bases gondwanienne ou laurasienne. L'absence de fossiles nous empêche de remonter les recherches jusqu'à la Pangée. Cette phylogénèse de la famille montre qu'il existe une unité supérieure gondwanienne allant de l'Amérique du sud à l'Australie et territoires adjacents, au travers de l'Afrique. Cette unité phylétique se divise en trois. L'une américaine, de loin la moins diversifiée, la seconde, africaine, très diversifiée; la troisième, assez bien séparée des deux autres est australienne néo-calédonienne et mélanésienne. Cette dernière observation peut confirmer le fait que si l'Australie fit partie du Gondwana elle n'en fut qu'une branche attachée sans doute à l'Afrique, mais évoluant indépendamment et n'ayant pas de rapport à l'origine avec la Laurasie.

Nous en retirerons une autre conclusion concernant la systématique botanique. Si celle-ci est une science de la classification des plantes qui a ses voies et ses règles propres, ses conclusions qui résultent des analyses comparatives rigoureuses des caractères morphologiques et structuraux des espèces végétales, ces conclusions gagnent à être également comparées à la distribution géographique et si possible paléogéographique des taxons.

Source : MNHN, Paris

Si la distribution des genres et groupements phylétiques génériques a des bases continentales et en deçà, gondwanienne ou laurasienne il faut réfléchir et quelquefois hésiter devant les propositions de certains botanistes qui rapprochent trop facilement des genres et des espèces d'un point du globe à un autre très éloigné, c'est-à-dire parfois arbitrairement. La géobotanique ne s'impose certes pas prioritairement aux systématiciens, mais elle leur suggère la prudence. Ces observations d'ordre général gagneraient évidemment à être étayées par d'autres études géophylétiques telle que celle-ci qui ne concerne qu'une seule famille tropicale. Nous n'oublions certes pas que nous n'avons étudié que la famille des Sapotacées. Puisse au moins cet exemple retenir l'attention des monographes d'autres familles.

AUBRÉVILLE A. — Cette étude étant une synthese de mes diverses publications sur la famille des Sapotacées, je rappelle ici toute la bibliographie de ces publications.

1. — Flore forestière de la Côte d'Ivoire, Sapotacées, vol. 3, 1re éd. (1936), 2e éd. (1959).
2. — Flore forestière soudano-guinéenne. Sapotacées (1956).
3. — Notes sur les Sapotacées de l'Afrique équatoriale. Not. Syst. **16**, 3-4 : 223 (1960).
4. — Flore du Gabon n° 1. Sapotacées (1961).
5. — Notes sur les Sapotacées africaines et sud-américaines (I, Réhabilitation du genre *Inhambanella* (Engl.) Dubard; II, *Austrogambeya* Aubr. et Pellegr. nouveau genre de Sapotacées d'Afrique australe; III, Notes sur les Chrysophyllées américaines). Adansonia, sér. 2, **1**, 1 : 6 (1961).
6. — Notes sur des Poutériées sud-américaines. Adansonia, sér. 2, **1**, **2** : 150 (1961).
7. — *Capurodendron*, genre nouveau de Sapotacées de Madagascar. Adansonia, sér. 2, **2**, **1** : 92 (1962).
8. — Notes sur les Sapotacées de la Nouvelle-Calédonie. Adansonia, sér. 2, **2**, 2 : 172 (1962).
9. — Flore du Cambodge, Laos, Vietnam n° 3. Sapotacées (1963).
10. — Notes sur les Sapotacées (I, Un nouveau genre amazonien *Piresodendron* Aubr. gen. nov.; II, Sapotacées américaines comb. nov; III, *Murianthe* (Baillon) Aubr. genre de Manilkarées des Antilles; IV, Défense des genres *Achras* L., *Labramia* A. DC., *Faucherea* H. Lecomte; V, Les vicissitudes du genre *Sideroxylon* L. et les curiosités de sa distribution dans le monde; VI, Espèces camerounaises nouvelles; VII, *Vitellariopsis* (Baill.) Dubard, genre de Mimusopées d'Afrique orientale et australe). Adansonia, sér. 2, **3**, 1 : 19 (19693).
11. — Notes sur les Poutériées océaniennes (Sapotacées). Adansonia, sér. 2, **3**, 3 : 327 (1963).
12. — Deux genres indo-malais de Pierre, *Mixandra* et *Diploknema*. Adansonia, sér. 2, **3**, 3 : 336 (1963).
13. — Sapotacées. Adansonia mémoire n° 1 (1964).
14. — Flore du Cameroun n° 2. Sapotacées (1964).
15. — Système de classification des Sapotacées. — Validation du genre *Albertisiella* Pierre. Adansonia, sér. 2, **4**, 1 : 38 (1964).
16. — Notes sur les Sapotacées II (*Chloroluma*, *Neoxythece* comb. nov.). Adansonia, sér. 2, **4**, 2 : 228 (1964).
17. — Notes sur les Sapotacées III (I, les genres américains *Ragala* et *Prieurella*; II, un nouveau *Manilkara* centrafricain; III, les Labramia malgaches; IV, la part malgache dans la distribution mondiale du genre *Mimusops*; V, *Pachystela*

Source : MNHN, Paris

koechlinii espèce nouvelle du Congo Brazzaville). Adansonia, sér. 2, **4**, 3 : 367 (1964).

18. — Notes sur les Sapotacées australiennes. Adansonia, sér. 2, **5**, 1 : 21 (1965).
19. — Les Sapotacées péruviennes de la collection WURDACK. Adansonia, sér. 2, **5**, 2 : 197 (1965).
20. — Un nouveau système de classification des Sapotacées de Baehni. Adansonia, sér. 2, **6**, 2 : 189 (1966).
21. — Notes sur les Sapotacées IV (**I**, à propos de genres nouveaux ou amendés par BAEHNI; **II**, une espèce antillaise de RICHARD oubliée; **III**, Les Sapotacées de la Nouvelle-Calédonie). Adansonia, sér. 2, **6**, 3 : 319 (1966).
22. — Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances n° 1. Sapotacées (1967).
23. — Une nouvelle Sapotacée gabonaise : *Englerophytum somiferanum* Aubr. Adansonia, sér. 2, **7**, 1 : 23 (1967).
24. — Contribution à l'étude des Sapotacées de la Guyane française. Adansonia, sér. 2, **7**, 4 : 465 (1967); Adansonia, sér. 2, **11**, 2 : 297 (1971).
25. — Les Manilkarées de Madagascar. Adansonia, sér. 2, **11**, 2 : 267 (1971).
26. — Essai sur la géophylétique et l'écophylétisme des Sapotacées. Adansonia, sér. 2, **11**, 2 : 251 (1971).
27. — Essais de géophylétique des Sapotacées **II** (La tribu des Mimusopées; de *Gambeya* à *Villocuspis*, *Cynodendron*, *Chrysophyllum*; sur un caractère générique méconnu de valeur taxonomique et phylétique). Adansonia, sér. 2, **11**, 3 : 425 **11** (1971).
28. — Étude phytogéographique de la famille des Sapotacées malgaches dans le cadre géographique africain. Adansonia, sér. 2, **12**, 1 : 55 (1972).
29. — Les Sapotacées de l'Ile de la Réunion. Adansonia, sér. 2, **12**, 3 : 337 (1972).
30. — *Gambeyobotrys*, genre nouveau de Sapotacées. Adansonia, sér. 2, **12** 2; 187 (1972).
31. — Géophylétique des Buméliées et Sidéroxylées. Adansonia, sér. **2**, **12** 2 : 181 (1972).
32. — Un genre nouveau de Sapotacées rare en Afrique équatoriale, *Tulestea* Aubr. et Pellegr. Adansonia, sér. 2, **12**, 2 : 191 (1972).
33. — Bot. of the Guayana Highland. *Sapotaceae*. Mem. New-York Bot. Garden, **23**, part. 9 (1972).
34. — Les Sapotacées de l'Ile Maurice. Adansonia, sér. 2, **13**, 2 : 135-143 (1973).
35. — Flore de Madagascar. Sapotacées (sous presse).

H. J. LAM et B. J. D. MEEUSE. — Mon. Genus *Nesoluma*. Papers of Bernice P. Bishop Mus. Honolulu. Hawaï (1938).

Laboratoire de Phanérogamie
Museum - PARIS.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, sér. 2, 13 (3) : 273-287, 1973.

CROISSANCE ET FLORAISON DE LA GESNÉRIACÉE AFRICAINE *EPITHEMA TENUE* C. B. CLARKE

par F. HALLÉ et A. DELMOTTE

RÉSUMÉ : Chez *Epithema tenue*, une Gesnériacée africaine, contrairement à ce que l'on observe chez des *Streptocarpus* monophylles, la feuille qui supporte l'inflorescence n'est pas un cotylédon, mais la feuille 3. On a tenté de mettre en parallèle les étapes de la morphogénèse et le rythme saisonnier; ce dernier est d'une particulière importance, compte tenu de l'absence de sol dans les habitats naturels de l'espèce.

L'origine de l'inflorescence terminale, issue d'une crypte méristématique ouverte sur la feuille 3, a été particulièrement étudiée. Le caractère le plus original de *Epithema tenue* est la coexistence de plantes fertiles de très petites dimensions et de grandes plantes stériles : une explication est proposée.

SUMMARY: Contrary to some unifoliate species of *Streptocarpus*, in *Epithema tenue*, an African Gesneriad, the flower-bearing leaf is not a cotyledon, but the third leaf. An attempt is made to draw a parallel between the main stages of the plant morphogenesis, and the seasonal changes, the latter being of special importance on account of the lack of soil in the natural habitat.

The origin of the terminal inflorescence, growing from a crypt gaping on the third leaf, is stressed. The quaintest character of *Epithema tenue* is the possibility for a minute plant to be flowering, whereas a big plant, side by side with the first one, remain sterile: an explanation is propounded.

***

Epithema tenue est le seul représentant africain d'un genre d'Asie tropicale qui compte, d'après FRITSCH (1897), six espèces réparties entre Ceylan, Java, Sumatra et les îles de la Sonde.

QUELQUES DONNÉES ÉCOLOGIQUES

En Afrique, *Epithema tenue* occupe une aire très vaste, comprenant la Guinée, la Sierra Leone, le Liberia, la Côte d'Ivoire, le Cameroun et Fernando Po, l'Ouganda, le Gabon, le Congo et le Zaïre (fig. 1). En dépit de cette vaste répartition, l'espèce, inféodée à des conditions écologiques très particulières, n'est jamais abondante, et n'occupe que des surfaces restreintes. On la trouve principalement dans les éboulis rocheux en forêt montagnarde; à basse altitude, elle se trouve limitée à des stations forestières particulièrement sombres et humides, dans des zones d'embruns de chutes d'eau, ou dans l'entrée des grottes.

Source : MNHN, Paris

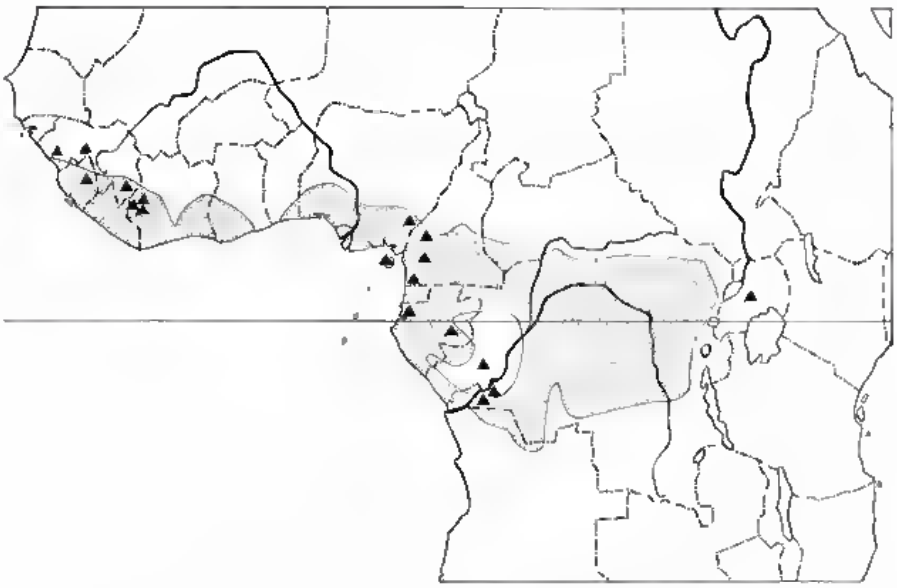


Fig. 1 — Carte de répartition de **Epithema tenue** C.B. Clarke.
En gris : la forêt tropicale humide.

A 65 km au Sud-Ouest de Kinshasa, la rivière Inkisi, affluent du Congo, présente, à la hauteur du village de Zongo, un système de puissantes chutes. La vallée de l'Inkisi abrite, à cet endroit, une relique de forêt humide contrastant avec les paysages de savanes qui prédominent dans cette région du Bas Congo. Cette forêt a pu se maintenir à la faveur du profond encaissement de la vallée et grâce aux embruns qui recouvrent une zone d'éboulis rocheux, vaste de plusieurs hectares, en aval des chutes.

Dans la forêt qui entoure les chutes de Zongo, des peuplements d'*Epithema tenue* nous ont permis d'observer le remarquable mode de croissance de cette espèce. Quelques observations complémentaires ont été faites dans d'autres régions du Bas Congo : grottes de Thysville, sur la route Kinshasa-Matadi, et grottes de Meyah, dans la forêt de Bangou, à 100 km au Nord-Est de Brazzaville — ainsi qu'en Côte d'Ivoire : Mont Tonkouy, Mont Momi.

a) ORIENTATION DES PEUPLEMENTS

Les peuplements d'*Epithema tenue* sont installés sur des supports verticaux, flancs de rochers ou bases de troncs, probablement parce que cette espèce ne tolère pas d'être recouverte par une litière de feuilles mortes. L'orientation des peuplements est déterminée par la direction de l'éclairement, qui provient surtout de la réverbération horizontale due aux chutes; des mousses très abondantes, des Hépatiques, des Bégonias, des Hyménophyllacées occupent, conjointement avec la Gesnériacée, ces biotopes dont le caractère le plus remarquable est l'absence de sol (Pl. 2, A et B).

Source : MNHN, Paris

Pl. 2. — Deux peuplements naturels de **Epithema tenue** dans la région montagneuse de la Côte d'Ivoire occidentale, au Mont Momi (A), et au mont Tonkouy (B).

Source : MNHN, Paris

b) COMPOSITION DES PEUPLEMENTS

L'analyse des peuplements d'*Epithema tenue* révèle un fait original : ils sont composés de deux types de plantes, les unes portant des fleurs, les autres stériles, *la présence ou l'absence de fleurs étant, dans une très large mesure, indépendante de la dimension des plantes.*

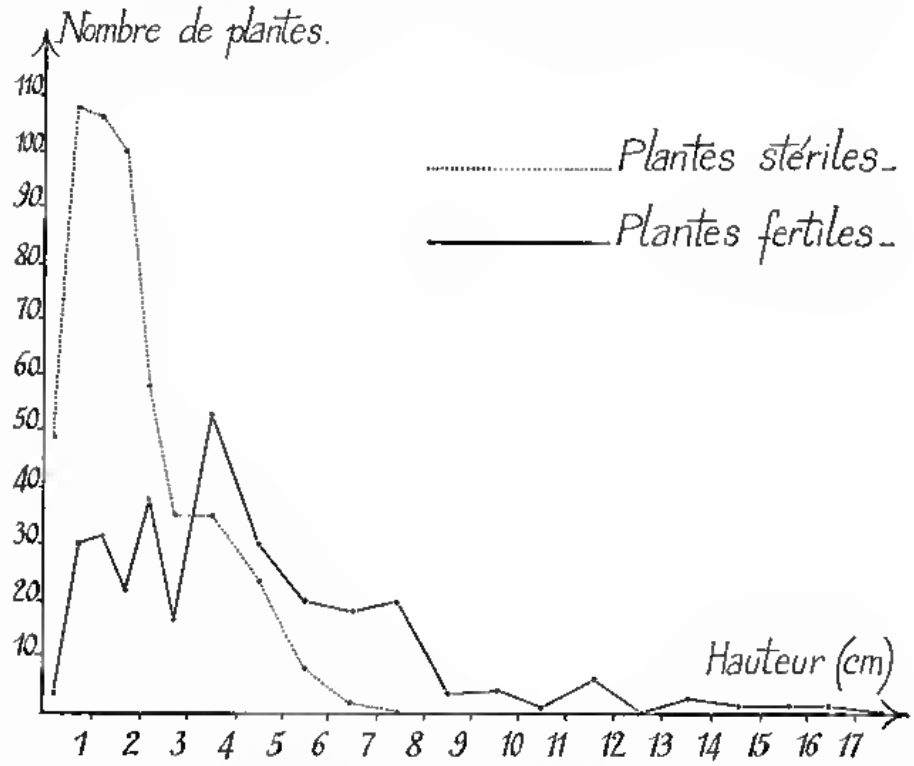


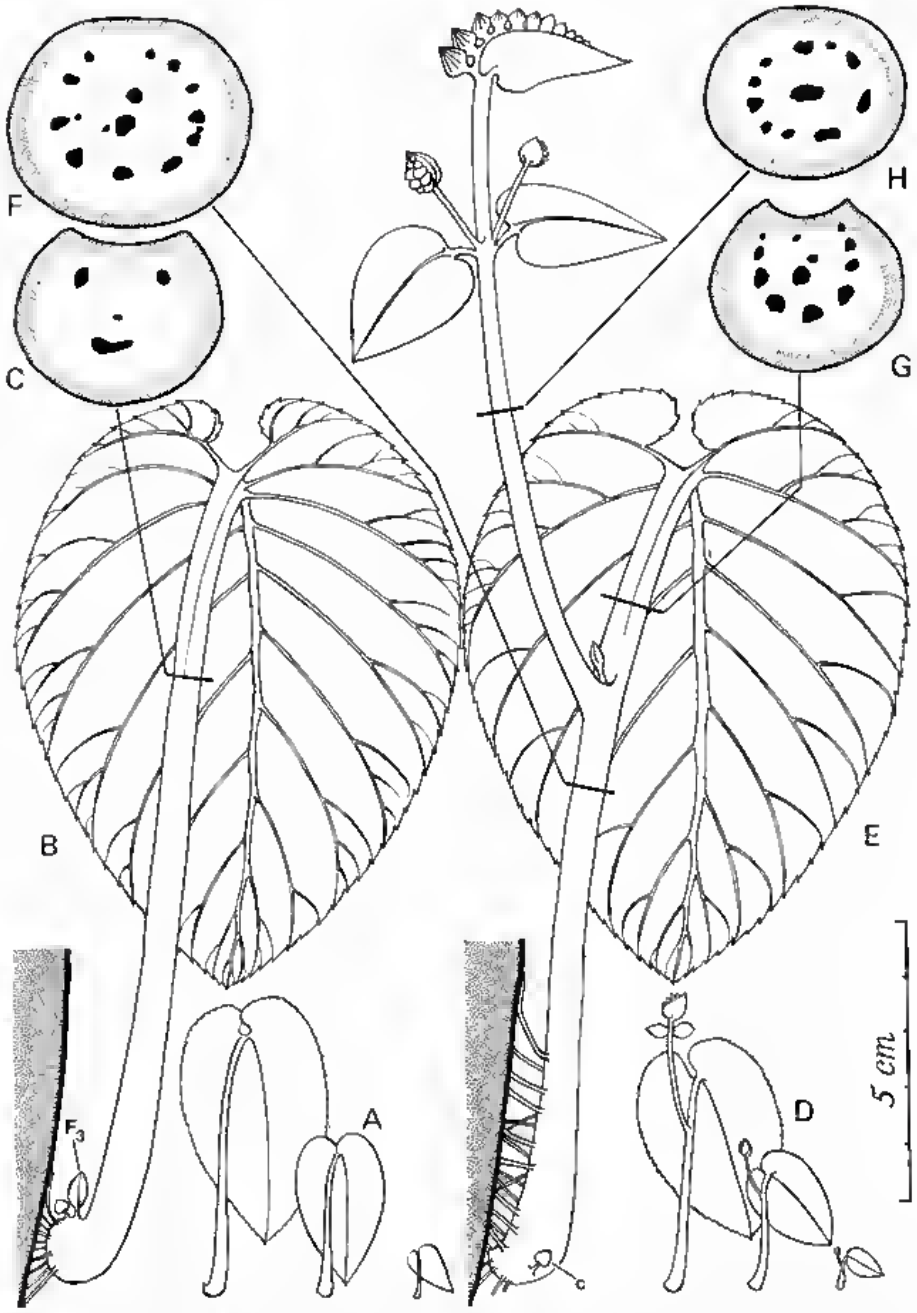
Fig. 3. — La distribution de la fertilité suivant les différentes classes de dimensions des plantes. Ce relevé concerne un peuplement de 2 m², groupant 827 plantes. Chutes de Zongo, Zaïre, avril 1971.

On trouve ainsi, côte à côte, de petites plantes stériles hautes de quelques millimètres, de grandes plantes stériles qui atteignent une dizaine de centimètres, de petites plantes fertiles et de grandes plantes fertiles (voir Pl. 4, où les différentes plantes sont représentées à la même échelle).

Un relevé effectué en avril 1971 (fig. 3) montre la distibution de la fertilité suivant les différentes classes de dimensions; la plupart des plantes observées ont 2 à 6 cm de hauteur, ce qui correspond à la zone moyenne du graphique, dans laquelle la fertilité d'une plante donnée ne dépend pas de ses dimensions. Il n'en va pas de même pour les plantes les plus petites, qui sont en général stériles, ni pour les plus grandes, toujours fertiles.

Précisons que le peuplement n'est pas toujours homogène, et qu'il peut comporter des « taches fertiles » et des « taches stériles » présentant, les unes comme les autres, des individus de dimensions variées.

Source : MNHN, Paris



Pl. 4. — La plante stérile (A à C) et la plante fertile (D à H). Un même peuplement comporte de petites plantes stériles (A), de grandes plantes stériles (B, noter l'apparition de la feuille 3), de petites plantes fertiles (D) et de grandes plantes fertiles (E; noter la persistance du petit cotylédon à la base de la plante). C, F, G et H schématisent les coupes anatomiques pratiquées à divers niveaux des deux types de plantes; en noir : la vascularisation. — Chutes de Zongo, Zaïre, 1971.

Source : MNHN, Paris

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

L'étude morphologique a permis d'établir les relations qui unissent les deux types de plantes et de comprendre, au moins dans ses grandes lignes, le mode de croissance de l'espèce.

a) LA PLANTE STÉRILE

La plante stérile (Pl. 4, A à C) se présente sous la forme d'une feuille unique, au limbe cordé, surmontant un axe de quelques millimètres de longueur, fixé au substrat par des racines adventives.

La comparaison des divers stades de croissance permet d'affirmer que cette feuille unique est un cotylédon. Le second cotylédon, d'un diamètre de 1 mm environ, est encore visible à la base de la plante, parmi les racines adventives (4 B).

On sait que la tendance à l'anisocotylie est une des nombreuses particularités de la famille des Gesnériacées (HILL, 1938; JOSHI, 1938; SCHENK, 1942). Pour BURTT (1970), la croissance indéfinie d'un cotylédon, caractéristique des Gesnériacées de l'Ancien Monde, compenserait dès la germination, par une augmentation rapide de la surface photosynthétisante, l'absence presque complète de réserve séminale.

La partie basale de la plante stérile présente, entre les deux cotylédons, deux méristèmes latents; l'un est axillaire au cotylédon accrescent, l'autre constitue l'apex de la plante. Cet apex n'a qu'un développement très limité; chez les individus les plus petits, le méristème apical édifie une émergence tissulaire peu différenciée, haute d'un millimètre environ; chez les plus grands, il donne naissance à une petite feuille f3, orientée comme le grand cotylédon, et qui présente, au sommet de la face adaxiale de son pétiole une dépression de forme conique; l'histologie très particulière de cette région, et son rôle dans l'organogénèse de la plante, ont été étudiées plus loin.

b) LA PLANTE FERTILE

La plante fertile (Pl. 4, D et E) se présente elle aussi sous la forme d'une feuille unique, semblable au cotylédon accrescent de la plante stérile, mais dont le pétiole émet, dans sa partie supérieure, un axe dressé porteur d'une inflorescence terminale scorpioïde (4E).

Plusieurs Gesnériacées africaines présentent ainsi un appareil végétatif réduit à une feuille unique : *Acanthonema strigosum* Hook f., de la Nigeria et du Cameroun, *Trachystigma manii* C.B. Cl., du Gabon, et plusieurs espèces du genre *Streptocarpus*, comme *S. phaeotrichus* Chiov. ex B.L. Burtt, d'Ethiopie (HILLIARD et BURTT, 1971). Cette architecture est décrite par HILL (1938) comme archaïque, mais nous préférons, avec JOSHI (1938) et BURTT (1970) la considérer comme extrêmement spécialisée.

Contrairement à ce que l'on observe chez les *Streptocarpus* monophylles, la feuille unique de la plante fertile, chez *Epithema tenue*, n'est pas un cotylédon. On trouve à la base de toute plante fertile, quelles que soient

Source : MNHN, Paris

ses dimensions, une zone de tissus nécrosés, diamétralement opposée au petit cotylédon, qui représente la base du grand cotylédon disparu (fig. 5). La feuille qui supporte l'inflorescence est, en fait, la feuille 3.

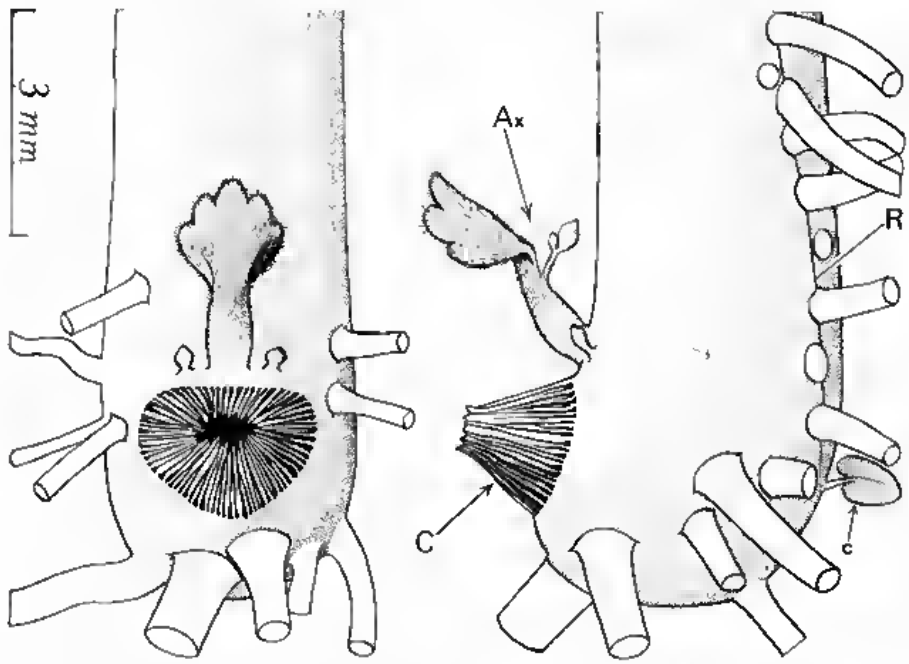


Fig. 5. — La partie basale de la plante fertile, montrant la génératrice racinaire (*R*), le petit cotylédon persistant (*c*), la zone nécrosée (*C*) constituant la base du grand cotylédon disparu, et le complexe axillaire de ce grand cotylédon (*Ax*).

L'ensemble de ces observations, confirmées par des expériences de mise en culture, nous permet de décrire maintenant les principales étapes de l'organogénèse.

ÉTUDE DE L'ORGANOGÉNÈSE

a) GERMINATION

L'embryon, observé par dissection de la graine, présente des cotylédons égaux (Pl. 6 A). Après une période de dormance qui, dans l'exemple étudié, s'est prolongée pendant une centaine de jours, une plantule isocotylée apparaît. En plaçant les graines, dès leur extraction du fruit mûr, dans une étuve sèche à 60° C pendant 72 heures, la germination a pu être obtenue en 30 jours.

La tendance à l'anisocotylie, déjà mentionnée, se manifeste alors que la plantule ne mesure encore que 3 mm de hauteur (Pl. 6 E).

Le cotylédon accrescent est-il prédéterminé dans la graine? Au contraire, se trouve-t-il déterminé, après la germination, sous l'influence des

Source : MNHN, Paris

gradients écologiques (éclairement, pesanteur) auxquels est soumise la plantule? Nous n'avons pu trancher entre ces deux hypothèses; les orientations variées du cotylédon accrescent, observées dans les cultures (Pl. 6 F) semblent plaider en faveur d'une prédétermination.

b) CROISSANCE DE LA PLANTE STÉRILE

Le grand cotylédon poursuivant sa croissance, on obtient une plante stérile, conforme à la planche 4 B. Cette croissance cotylédonaire n'est possible que pendant la saison des pluies, de fin septembre à fin mai dans le Bas Congo, ce qui rend compte des importantes variations, déjà signalées, dans les dimensions des plantes stériles : celles dont l'apparition remonte au début des pluies auront atteint de grandes dimensions lors de la saison sèche, tandis que les plantules apparues en avril n'auront, à la même époque, que quelques millimètres de hauteur.

Quelles que soient les dimensions atteintes, l'arrivée de la saison sèche (fin mai) marque la fin de la croissance cotylédonaire, bientôt suivie de la disparition du grand cotylédon. En juin, les dernières traces d'humidité permettent un léger développement de la feuille 3, proportionnel au développement de la plante elle-même. Chez les plus grandes plantes stériles, la feuille 3 atteint un diamètre de 3-4 cm; c'est dans cet état (fig. 7, A et B) que la plante subit la saison sèche, longue de quatre mois, et localement aggravée par l'absence de sol sur les parois rocheuses.

Peut-être l'arrêt de croissance de la feuille 3 est-il dû à des causes internes, plutôt qu'à la sécheresse : récoltées au début de la saison sèche, et cultivées à l'humidité, ces jeunes plantes stériles (Pl. 7 B) se développent rarement, et fort peu.

c) ORIGINE DE L'INFLORESCENCE

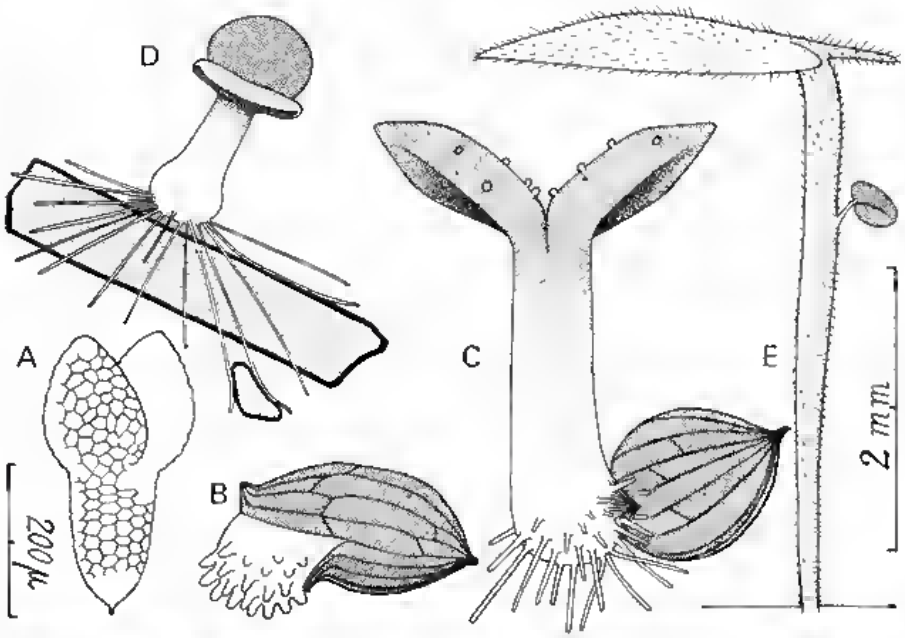
La structure de la feuille 3 est remarquable; ainsi qu'il a été dit plus haut, elle présente, au sommet de la face adaxiale de son pétiole, une dépression dont la figure 7 D montre la forme.

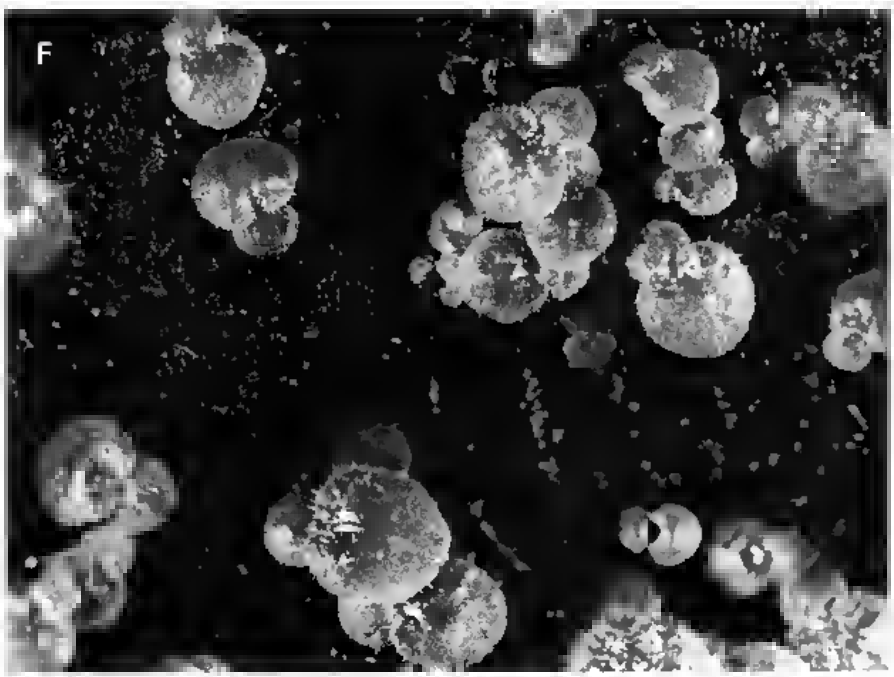
Cette dépression, protégée par une touffe de longs poils, donne accès à des tissus méristématiques dont la présence à ce niveau peut être interprétée comme résultant d'une soudure entre l'apex de la plante et le pétiole de la feuille 3. La présence d'un axe le long du pétiole 3 est marquée intérieurement par une vascularisation renforcée (fig. 4 C et 4 F), et extérieurement par une génératrice de racines adventives qui assurent à la plante fertile une alimentation hydrique et minérale renforcée (fig. 4 E et 5). Cette génératrice fait évidemment défaut à la plante stérile (4 B).

Selon la terminologie établie par KWITON JONG (1970) et utilisée par HILLIARD et BURTT (1971) pour le genre *Streptocarpus*, l'ensemble de la feuille 3 et de l'axe auquel elle se trouve soudée est un « phyllomorphe ».

Lors de la saison sèche (fig. 8), tandis que le méristème axillaire (*m*) de la feuille 3 reste figé à un stade précoce, antérieur à toute organogénèse, le méristème apical (M) de la plante a déjà édifié un segment d'axe de 500μ de hauteur, libre de toute soudure avec la feuille 3, et portant les ébauches des

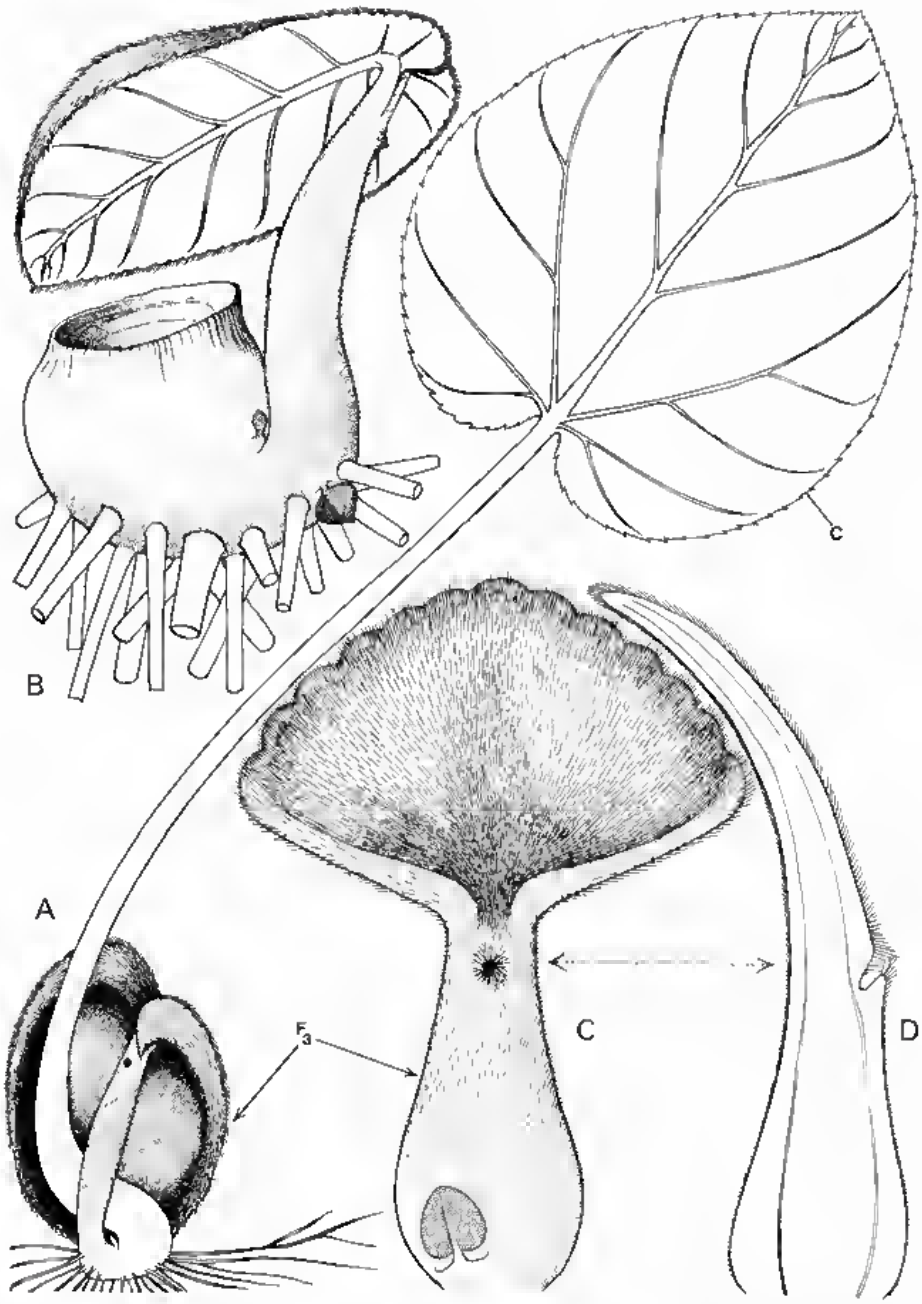
Source : MNHN, Paris





Pl. 6. — Les débuts de l'organogénèse : A, l'embryon, observé par dissection de la graine et élimination de l'albumen; B et C, deux stades de la germination; D, la plantule se fixe à des fragments végétaux par les poils unicellulaires issus de sa base; E, apparition de l'anisocotylie; F, photographie d'un semis, montrant divers stades de l'apparition de l'anisocotylie. L'orientation variable du cotylédon accrescent amène à penser que ce dernier est prédéterminé dans la graine, et que le sens de l'anisocotylie n'est pas sous la dépendance de facteurs écologiques. (Photo Barbry 1973).

Source : MNHN, Paris



Pl. 7. — La plante stérile lors de la saison sèche : **A**, tandis que les tissus adultes du grand cotylédon se dessèchent dans les quelques semaines qui suivent les dernières pluies, les tissus jeunes de la feuille 3 supportent sans dommage les quatre mois de saison sèche; **B**, aspect de la jeune plante après la chute du grand cotylédon; **C**, la feuille F_3 vue par sa face supérieure montrant, à la base du limbe, la dépression qui renferme le méristème apical de la plante : **D**, coupe longitudinale de la feuille F_3, montrant la forme de la dépression méristématique apicale.

Source : MNHN, Paris

feuilles 4 et 5. Le développement ultérieur de ce segment d'axe donnera l'inflorescence terminale.

d) FLORAISON. MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE

Au retour des pluies, à la fin de septembre dans le Bas Congo, la feuille 3 reprend sa croissance; cette feuille atteint des dimensions très variées, en accord avec celles de la plante elle-même à la fin de la précédente saison humide : une grande plante stérile édifiera, aprés le retour des pluies, une feuille 3 pouvant atteindre 10 cm de hauteur, tandis qu'une petite plante stérile donnera, à la même époque, une feuille 3 dont la hauteur n'excède pas quelques millimètres.

Dans tous les cas, la feuille 3 porte, à la partie supérieure de son pétiole, un axe inflorescentiel issu de la dépression méristématique signalée plus haut (Pl. 7C et 7D, Pl. 8). Ceci reste vrai quelles que soient les dimensions atteintes par cette feuille 3 : c'est là un des caractères les plus remarquables de la morphogénèse d'*Epithema tenue*.

L'aspect de la plante en pleine floraison est visible sur la planche 9; la floraison est terminale, mais chez les pieds les plus robustes, des inflorescences supplémentaires apparaissent aux aisselles des feuilles 3, 4 et 5 (voir Pl. 4E), ainsi qu'à l'aisselle du grand cotylédon disparu (fig. 5).

Nous avons noté, en Côte d'Ivoire et au Congo, l'apparition de fleurs à corolle épanouie, de couleur bleu pâle (Pl. 9B); dans la plupart des fleurs, cependant, le calice reste clos; il ne s'ouvre qu'après l'autofécondation, pour la libération des graines. La cléistogamie est donc fréquente chez *Epithema tenue*, comme chez certaines autres Gesnériacées.

La prépondérance de l'autofécondation dans cette espèce est probablement à mettre en relation avec sa variabilité, et avec la disposition par « taches » homogènes constatée dans les peuplements; chaque « tache » représente peut-être la descendance d'un individu.

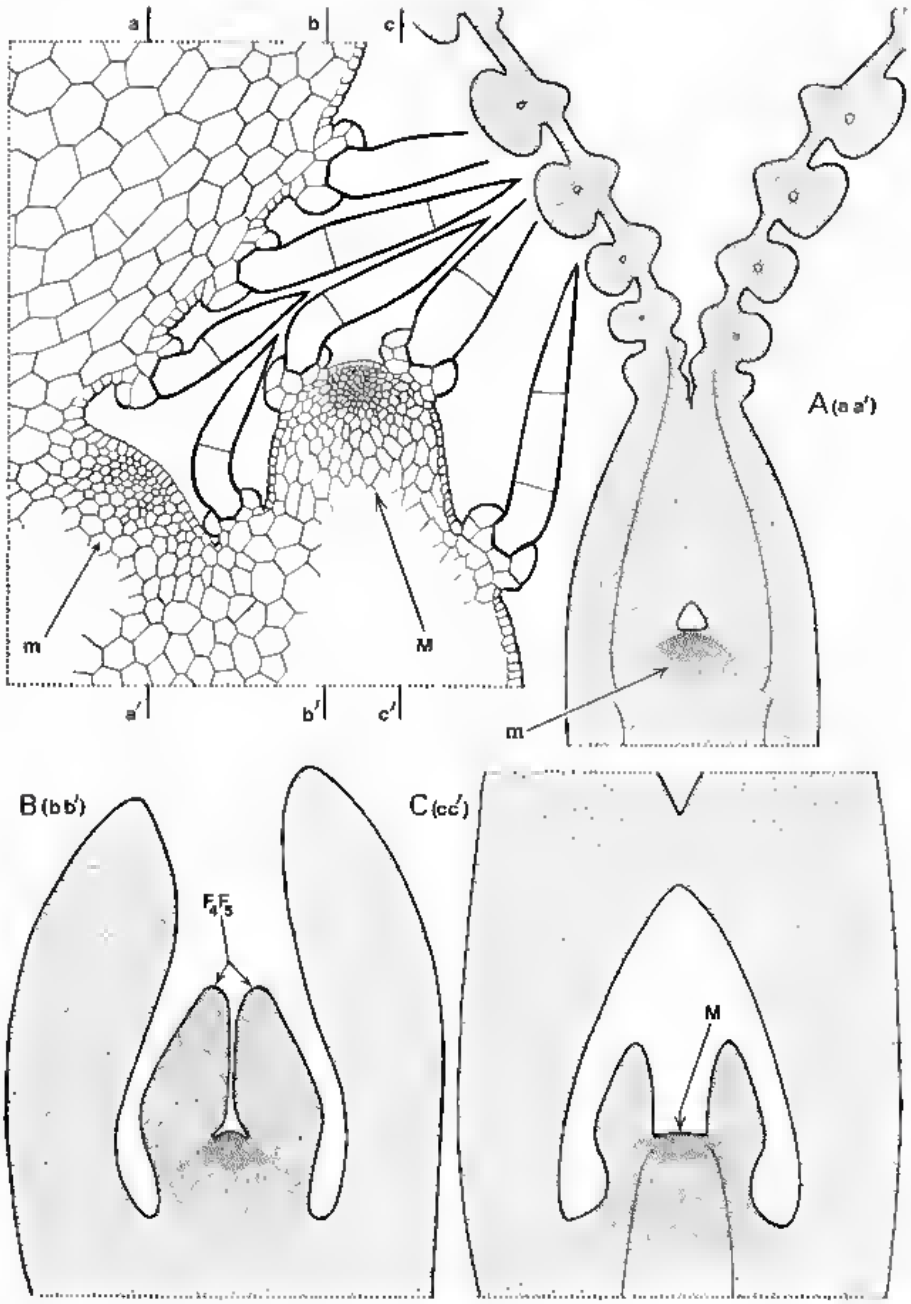
Comme il est de règle chez les Gesnériacées, la multiplication végétative est aisée; la plante peut être multipliée par bouturage de racine, de fragment de pétiole ou de limbe. Nous avons obtenu, à partir de fragments de limbe, l'enracinement en 20 jours, l'apparition de feuilles de type « phyllomorphe » (KWITON JONG) en 60 jours et, en 100 jours environ, la floraison cléistogame.

REPRÉSENTATION SCHÉMATIQUE DES RÉSULTATS

Les résultats obtenus sont groupés, sous forme schématique, dans la figure 10, qui présente, en parallèle, la structure de la plante (fig. 10 A à E) et son comportement au cours du cycle saisonnier dans le Bas Congo (fig. 10 F à H).

Epithema tenue est normalement une espèce bisannuelle; il est possible, cependant, que les méristèmes axillaires des cotylédons lui permettent de reprendre sa croissance lors d'une troisième saison des pluies, voire d'une quatrième.

Source : MNHN, Paris



Pl. 8. — Histologie de la dépression méristématique apicale lors de la saison sèche, de fin mai à fin septembre dans le Bas Congo. La dépression est vue ici en coupe longitudinale (fort grossissement) et selon trois plans transversaux passant : **A**, par le méristème axillaire (*m*) de la feuille 3; **B**, par les sommets des feuilles 4 et 5; **C**, par le méristème apical (M) de la plante. (M) occupe le sommet d'un segment d'axe libre d'environ 500 μ de hauteur.

Source : MNHN, Paris

Pl. 9. — La floraison chez **Epithema tenue** C.B. Clarke : **A**, deux pieds fertiles parmi les Sélaginelles. Mont Tonkouy, Côte d'Ivoire; **B**, une corolle épanouie, de couleur bleu pâle : si la cléistogamie est générale dans cette espèce, elle n'est cependant par constante. Grottes de Meyah, forêt de Bangou, Kindamba, Congo.

Source : MNHN, Paris

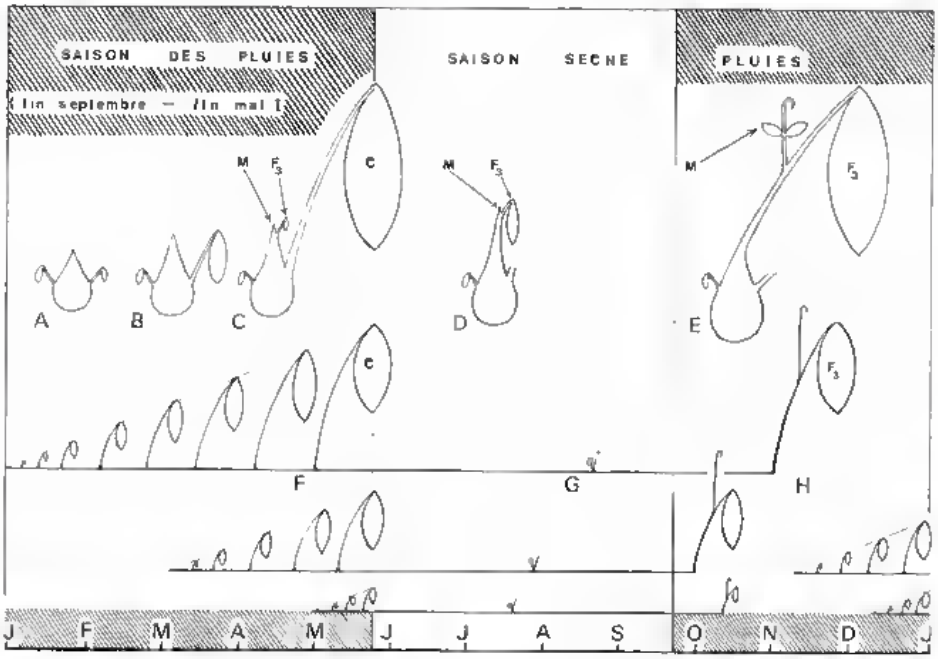


Fig. 10. — Schéma récapitulatif mettant en parallèle la structure de la plante (A à E) et son comportement au cours du cycle saisonnier (F à H) : A, plantule à cotylédons égaux; B, apparition de l'anisocotylie; C, apparition de la feuille 3; D, disparition du grand cotylédon; E, développement complet de la feuille 3 et floraison apicale; F, saison des pluies : la germination ayant lieu à des époques variées, les plantes atteignent des dimensions variées lorsqu'arrive la saison sèche, à la fin de mai. Les plantes n'ayant pas subi la saison sèche sont toutes stériles; G, saison sèche : après la disparition du grand cotylédon, la plante se trouve réduite à une ébauche de feuille 3 de quelques millimètres de hauteur; la croissance est arrêtée pendant quatre mois; H, retour des pluies : le développement complet de la feuille 3 redonne à la plante les dimensions atteintes lors de la précédente saison humide; les plantes, ayant subi une saison sèche, sont maintenant toutes fertiles. La production de graines s'étendant sur plusieurs mois, les germinations ont lieu à des époques variées. Chutes de Zongo, Bas Congo, Zaïre.

De nouvelles observations *in situ* seraient nécessaires pour préciser la biologie de cette espèce très remarquable, mais peu fréquente, et limitée à des stations d'accès souvent malaisé.

Bibliographie

Fritsch, K. — *Gesneriaceae*, Die Natürlichen Pflanzenfamilien, Engler & Prantl, IV, 3*b* : 133-185 (1897).

Hill, A. W. — The monocotyledonous seedling of certain dicotyledons, with special reference to the *Gesneriaceae*. Ann. Bot., New Series, **2**, 5 (1938).

Joshi, A. C. — Evolution of the vegetative form in the *Gesneriaceae*. Curr. Sci. **7** : 234-236 (1938).

Schenk. — Morphologische und Anatomishe untersuchungen an der Gattung Streptocarpus Lindl. Bot. Arch. (1942).

Burtt, B. L. — *Gesneriaceae*, Flora of West Tropical Africa, Hutchinson & Dalziel,

Source : MNHN, Paris

2e éd., **2** : 381-383 (1963).
KWITON JONG. — Ph. D. Thesis, University of Edinburgh (1970).
BURTT, B. L. — Studies in the Gesneriaceae of the Old World. XXXI: some aspects of functional evolution. Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh, **30**, 1 : 1-10 (1970).
HILLIARD, O. M. and BURTT, B. L. — *Streptocarpus*, An African Plant Study. University of Natal Press. Pietermaritzburg. South Africa. 400 pp. (1971).

F.H. — Institut de Botanique
34 - MONTPELLIER.

A.D. — Mount Makulu Research Station
CHILANGA - ZAMBIA.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, sér. 2, 13 (3) : 289-293, 1973.

UN *PENTACHLAENA* (SARCOLAENACÉES) NOUVEAU

par R. CAPURON †

J'avais entrepris des recherches sur les Sarcolaenacées quand j'ai appris l'existence d'une étude inédite de Capuron sur cette famille. Très brève étude, et dramatiquement inachevée, au moment même où notre éminent collègue s'apprêtait à décrire un nouveau *Perrierodendron*. Je la donne ci-dessous sans y rien changer. Une nouvelle espèce de *Pentachlaena* y est décrite.

Peut-être ajouterai-je plus tard une troisième espèce, originaire aussi de la forêt orientale; le seul spécimen qui la représente en collection offre des caractères particuliers, externes et anatomiques. Le *Perrierodendron* annoncé dans le texte de R. CAPURON sera décrit ultérieurement par mes soins sous le nom qui lui a été donné par son inventeur.

En ce qui concerne les observations dues à Capuron et qu'on lira ci-dessous, sur l'inflorescence, je dois dire qu'elles ne s'accordent ni avec celles publiées récemment par KŒCHLIN (Candollea **27**, 2 : 171-179, 1972) ni avec les miennes.

Les inflorescences du *Pentachlaena*, selon Capuron, seraient pseudo-terminales à l'extrémité de rameaux courts axillaires; apparemment terminal, mais apparemment seulement, le pédoncule prolonge un ramule basilaire, mais « à l'opposé de la bractée médiane, s'observe un petit bourgeon déjeté vers l'extérieur...; on peut supposer qu'il s'agit en fait du bourgeon terminal du ramule basilaire, bourgeon qui le plus souvent ne se développe pas... ».

Je montrerai que l'inflorescence sensu stricto du *Pentachlaena* est une inflorescence terminale. J'ai fait d'autre part une étude approfondie du *Perrierodendron* : ce genre renferme à mes yeux six espèces (dont deux découvertes par CAPURON).

J.-F. LEROY.

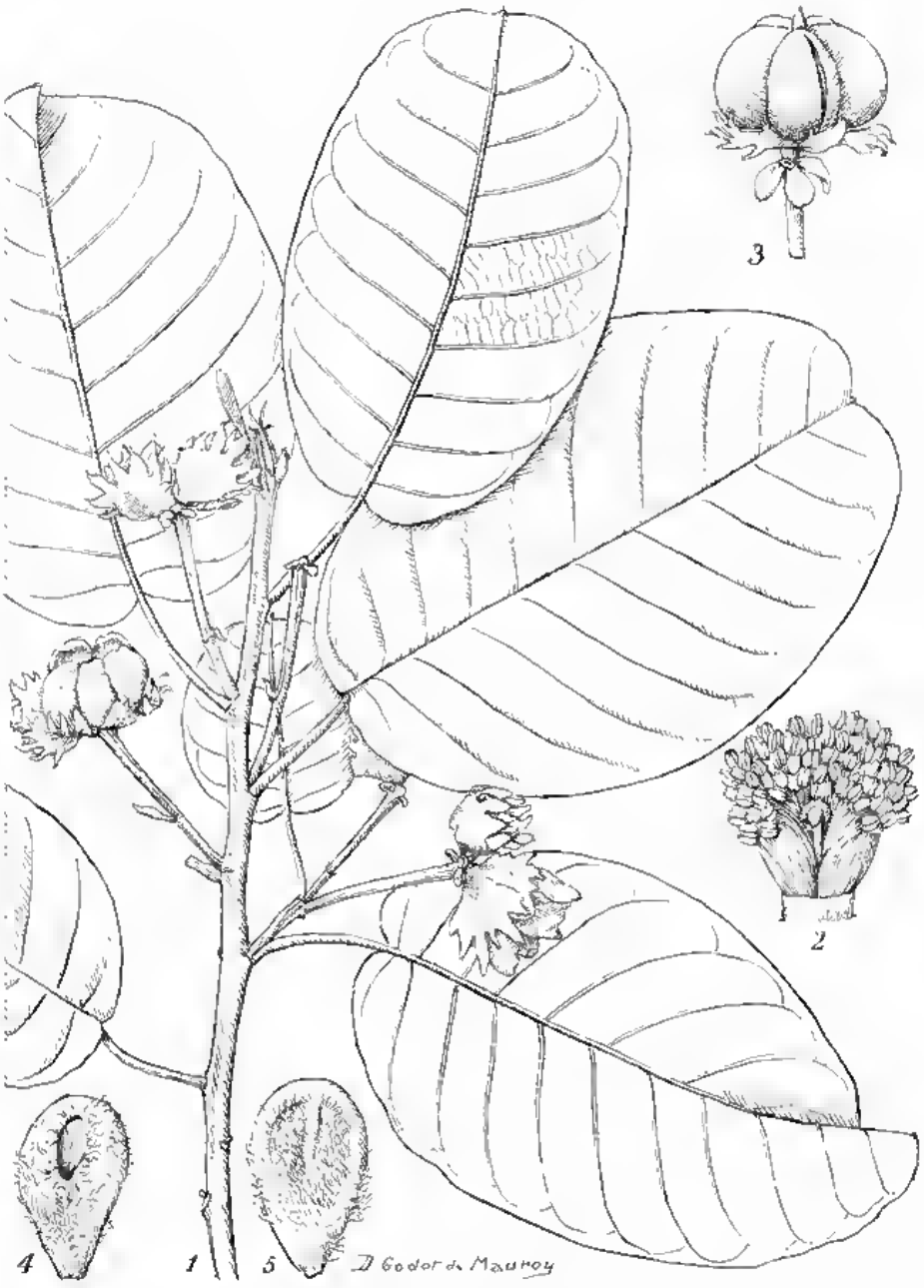
***

Pentachlaena orientalis R. Capuron, *sp. nov.*

A typo generis differt foliis amplioribus et praecipue involucro sub fructu accrescenti et seminibus (immaturis) manifeste pilosis.

Arbor excelsa ad 25-30 m alta, trunco 0,80-0,90 m diam. Petiolus 1-3 cm longus. Limbus

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — **Pentachlena orientalis** R. Cap. (*8628 SF.*) : **1,** rameau fructifère × 2/3; **2,** fleur dépouillée des sépales et des pétales, les étamines écartées montrant le style × 3; **3,** fruit × 1; **4, 5,** graine, faces postérieure et antérieure × 4.

Source : MNHN, Paris

lata ellipticus (5-12,5 × 3-8,5 cm) vel late obovatus (ad 13 × 12 cm) basi rotundatus vel cordatus, apice emarginatus; costa supra impressa, subtus valde prominens, ultra limbun breviter mucronatum; nervi secundarii 8-12-jugi, supra plani vel leviter impressi, subtus prominentes, recti, praeter marginem arcuatim anastomosantes. Stipulae laterales, subulati, ad 15 mm longi, mox caduci. Inflorescentiae apice ramulorum abbreviatorum (0,5-1,5 cm longi) axillarium pseudo-terminales, saepius singulae, rarius binae, pedunculo (1-2,5 cm longo) basi 3 bracteis caducis instructo, apice involucro parvo (plus minus 5-lobato) flores binas cingente praedito. Flores sessiles vel receptaculo basi in pedicello brevissimo attenuato; sepale 5 in alabastro quinconcialia, dua (n° 1 et 2) externa (quam altera leviter majora) suborbicularia (ad 16 mm longa et lata) marginibus 5-7 grosse serrata, dua (n° 4 et 5) interna (ca 11-12,5 mm longa, 10-11 mm lata) leviter asymmetrica (latere interno latiore et apice rotundato, latere externo apice obtuse apiculato, alterum (n° 3) inter majora et minora intermedium (15 mm long., 13 mm lat.) latere in alabastro externa grosse 2-3-dentato; petala 5, in alabastro contorta, obavata (ca 17 × 13 mm), apice emarginata, in vivo statu pallide lutea; discus cupuliformis ca 2 mm altus, margine integra; stamina numerosa (ca 150), 3-5 mm longa; ovarium subglobasum (ca. 7 mm diam.), leviter 5-angulatum, et depressum, 5 loculare, loculis oppositisepalis 2-seriatim 6-ovulatis; stylus ca 3-4 mm longus, apice in stigmate 5-lobato-crenato dilatato. Fructus generis, profunde 5-lobatus, capsularis (loculicide dehiscens), basi sepalis persistentibus cinctus; involucrum sub fructu manifeste accrescens (lobis 1-1,5 cm longis). Semina (immatura solum visa) sat dense pilis longis lanuginosis tecta.

Typus speciei : *8628 SF.*

Est : Forêt sublittorale, sur sables, à Tampolo, au Nord de Fénérive, *8628-SF* (fl. 2-1953), *12580-SF* (fr. 5-1-1955); forêt de Mangalimaso, à l'Ouest de Foulpointe, sur latérites, *22108-SF* (fl., 23-2-1962) [1].

Le *Pentachlaena orientalis* est un grand arbre que nous connaissons des zones basses de la Région orientale, depuis les environs de Foulpointe jusque dans la baie d'Antongil. Très voisin du *Pentachlaena latifolia* Perrier, qui n'est encore connu que du Domaine du Centre (massif quartzitique au Sud d'Antsirabe) il paraît cependant pouvoir en être séparé spécifiquement par son feuillage plus ample, mais surtout par l'accroissement manifeste des bractées de l'involucre durant la fructification et par ses graines à tégument muni de nombreux poils laineux.

Tous les organes de ce végétal (à l'exception des pétales, du disque, des étamines et du style) sont recouverts d'une pubescence plus ou moins dense, constituée de deux sortes de poils. Les uns, les plus visibles, sont des poils unicellulaires très rarement isolés, le plus souvent groupés en plus ou moins grand nombre en touffes qui les font ressembler à des poils stellés; dans chaque touffe ces poils peuvent être subégaux ou au contraire certains d'entr'eux sont nettement plus longs que les autres. Par leur abondance ces poils donnent à certains organes (jeunes rameaux, pétioles, stipules, axes des inflorescences, face interne et externe de l'involucre, face externe des sépales dans leur partie non recouverte, face interne des sépales 1, 2, 3 (dans ce dernier seulement dans la partie recouvrante), ovaire) une teinte jaunâtre ou fauve; on les trouve aussi en abondance dans les feuilles déve-

1. Il faut rapporter aussi à cette espèce les numéros suivants : *2778-SF*, arbre de 15-20 m de hauteur, Forêt d'Analalava, sur latérites, à l'ouest de Foulpointe (boutons fl., 30-10-1963); *5917-RN*, R.N. n° 1, Ambodiriana, Tamatave (fl., 22-12-1953); *3749-RN*, Vavavenina, distr. de Fénérive (fl., 18-2-1952). J.-F.L.

Source : MNHN, Paris

loppées : à la face supérieure ces poils sont moins denses et à branches plus grêles et moins nombreuses qu'à la face inférieure; ils persistent en grande partie, au moins à la face inférieure, sur les vieilles feuilles. Le deuxième type de poils est constitué de minuscules poils capités, souvent difficiles à apercevoir parce que cachés par les poils en touffe; ils sont nombreux, à la face inférieure des feuilles où ils apparaissent comme de petites papilles; ils sont très abondants à la face interne des sépales 4 et 5 ainsi que sur la moitié interne recouverte du sépale 3. Malgré nos recherches nous n'avons pas observé de poils simples du type malpighien.

Les ramules sont très fortement comprimés (p. ex. pour 5 mm de largeur ils n'ont que 2 mm d'épaisseur); cette compression, particulièrement accentuée ici, est d'ailleurs générale chez toutes les Sarcolaenacées, tout au moins sur les jeunes rameaux.

Par transparence le limbe foliaire, les sépales et les pétales laissent voir des points ou des linéoles translucides dues probablement à des poches à mucilages; on observe aussi dans les tissus (en particulier dans le réceptacle floral) des poches à contenu blanchâtre (gommes?). Les stomates sont localisés à la face inférieure du limbe foliaire (c'est ce que nous avons noté dans toutes les Sarcolaenacées où nous nous sommes livré à cette recherche; il nous paraît donc que Gérard est dans l'erreur lorsqu'il affirme, contrairement d'ailleurs aux dires de Solereder, que les stomates sont localisés à la face supérieure des feuilles).

Les fleurs, géminées, sont sessiles ou presque au sommet des pédoncules floraux (longs de 1-2,5) cm); la surface externe du réceptacle floral ainsi que la face externe des sépales (surtout dans leur partie basialaire et médiane) est recouverte de nombreuses verrucosités coniques ou plus ou moins cylindriques elles-mêmes recouvertes d'une abondante pubescence. Le calice, constitué de cinq sépales, a une préfloraison quinconciale; les deux fleurs d'une même « paire » sont « adossées » l'une à l'autre par leur sépale 5 (interne), la préfloraison étant sinistrorse dans l'une, dextrorse dans l'autre; dans chaque fleur la corolle est tordue (mais en sens inverse du calice). Les dimensions des pièces florales ont été données d'après un matériel conservé en alcool et ont été prises sur des fleurs à leur complet développement (juste avant la chute de la corolle). Précisons que, à leur base, les sépales (surtout les sépales 1, 2, 3) sont brusquement rétrécis (ils s'insèrent sur le réceptacle par une base qui mesure environ 6-7 mm de largeur).

Au sommet du pédoncule se trouve un involucre (déjà net même sur les jeunes inflorescences) à bords un peu 5-lobés. Cet involucre s'accroît très nettement durant la formation du fruit (sur nos échantillons en fruits immatures les lobes de l'involucre atteignent 1 cm de longueur (il est probable qu'ils s'accroissent davantage sous le fruit à pleine maturité).

Le pédoncule floral s'insère, le plus souvent isolément, au sommet d'un court rameau axillaire d'une feuille; au point de jonction de ce rameau et du pédoncule se trouvent trois « bractées » oblongues (la médiane mesure environ 10 × 2,5-3 mm, les latérales 7-8 × 1,5-2 mm) ayant probablement valeur d'une feuille accompagnée de ses deux stipules; au sommet du court rameau basilaire, à l'opposé de la bractée médiane, s'observe un petit

Source : MNHN, Paris

bourgeon déjeté vers l'extérieur (le pédoncule floral et le ramule basilaire sont dans le prolongement l'un de l'autre); on peut supposer qu'il s'agit en fait du bourgeon terminal du ramule basilaire, bourgeon qui le plus souvent ne se développe pas; dans certains cas cependant ce bourgeon se développe lui aussi en un court ramule au sommet duquel on peut observer un pédoncule biflore accompagné à sa base de trois « bractées » et d'un autre bourgeon rejeté latéralement. Il y a alors, dans ce cas, deux pédoncules biflores à l'aisselle d'une même feuille.

Le fruit (vu immature) est tout à fait semblable à celui du *Pentachlaena latifolia;* les graines qu'il renferme, en cours de développement, ont leur tégument séminal pourvu de nombreux poils laineux.

Nous avons déjà dit ailleurs (cf. Adansonia, sér. 2, **10**, 2 : 259, 1970), que dans les *Rhodolaena bakeriana* Baill. (simple forme, probablement du *Rhodolaena altivola* Thou.) le développement de l'involucre fructifère est très tardif. Nous ignorons, s'il en est de même dans les autres *Rhodolaena* décrits. Dans le genre *Pentachlaena* le développement paraît être un caractère spécifique; très net dans le *P. orientalis* il n'est pas du tout marqué dans le *P. latifolia* (nous avons pu nous en assurer sur des fruits à complète maturité, déjà tombés sur le sol).

Il se pourrait qu'il en soit de même dans le genre *Perrierodendron* dont nous allons maintenant décrire une nouvelle espèce.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, sér. 2, 13 (3) : 295-297, 1973.

DEUX ESPÈCES ET UNE VARIÉTÉ MALGACHES DE « *CROTON* »

par J. LEANDRI

RÉSUMÉ : Plantes appartenant au groupe des *Croton* à feuilles rapprochées en faux-verticilles, sans reflet métallique, à fleurs en grappes au moins en partie bisexuées.

SUMMARY: These plants belong to the group with leaves disposed close together in false verticils, with no metallic glint, and flowers in at least partly bisexual racemes.

Croton rakotonianii J. Leand., *sp. nov.*

Arbor ramulis pseudo-dichotomis vel raro - trichotomis, foliis oppositis vel pseudo-verticillatis, stipulis minutissimis caducis. Petiolus canaliculatus, fere 1 cm longus, vix 1 mm crassus, pilis squamosis albis conspersus, apice — vel ima inferiore parte laminae glandulis 2 sessilibus tronconicis ornatus. Lamina nova lanceolata, basi attenuata, apice attenuato-acuminata, 6 mm et ultra longa, 1,5 et ultra lata, margine recurva, pagina superiore glabra, inferiore pilis squamosis albis, iis petioli similibus primum tecta, dein glabrescenti. Costa supra minime, subter magis prominens; nervi laterales parum prominentes, angulo fere recto divergentes, parum ante arcuati; acumen 1 cm et ultra longum.

Flores in spicis masculis parvis (1 cm vel ultra vulgo longis), paucifloris, in angulis ramulorum; vel saepius in racemis bisexualibus basi floribus ♀ 4-5 longepedicellatis, quoque cum flore ♂ unico brevipedicellato, apice floribus ♂ nonnullis terminatis; bracteae oblongo-acutae quintuplo pedicellis ♂ minores; pedicellus ♂ femineo duplo brevior, subfiliformis; flos ♂ in diam. 5-7 mm; sepala 5 ovata, membranacea, margine excepto intus et extra subglabra; petala 5, obovato-spatulata, sepalis aequilonga, margine ciliis longis ornata, extra pilis stellatis parvis, intus glabra. Disci glandulae parum conspicuae. Stamina 15 (— 18) filamentis longis, antheris longioribus quam latioribus fere 1 mm attingentibus, connectivo fusco lato; fundus floris dense pilosus. Flos ♀ pedicello paulo magis robusto, 1 cm 5 et ultra longo, sepalis ad 7 mm longis, 4 mm latis, ovatis, apice attenuato-rotundatis, extra pilis stellatis et squamosis ornatis, intus glabris; petala lineari-acuta duplo minora; ovarium globosum, in diam. 2,5 mm, hirtellum; disco patelli-lobato; stylis crassis ramosis bis bipartitis, ramis cylindricis ovario aequilongis vel longioribus. Fructus novellus sepalis persistentibus patentibus; plene maturus ignotus.

TYPE : Cons. Rés. nat. Madag. *7057, Rakotoniaina* coll. (holo-, P).

MADAGASCAR (EST) : Ampitambarimena, s.p. d'Antalaha, 14-03-1955. Fleurs ♀ plus avancées que les ♂ en mars. Vernaculaire : Lazalaza.

Croton fianarantsoae J. Leand., *sp. nov.*

Frutex vel arbor ramulis rotundis, cortice subrubro, in pseudo-dichotomiis ramosis, interdum trifurcatis. Cortex tenuis subruber lenticellis sparsis. Folia opposita vel pseudo-verticillata. Stipulae lineari-lanceolatae, primum ad tertiam partem petioli longae, interdum

Source : MNHN, Paris

Pl. 1. — **Croton rakotonlainii** : **1**, sommet de ramille fleurie avec grappes ♂ et ♂ ♀, × 2/3; **2**, un couple de 2 fleurs de la région moyenne d'une grappe bisexuée, × 2; **3**, fleur ♀, les sépales rabattus et coupés, × 6; **4**, une fleur ♂, × 6. — **C. fianarantsoae** : **5**, sommet de ramille fleurie, × 2/3; **6**, inflorescence, partie inférieure, les sépales ♀ antérieurs rabattus, × 1,5; **7**, fleur ♂, × 6. — **C. fianarantsoae** var. **grandifolia** : **8**, une feuille, × 2/3; **9**, inflorescence, × 1,5.

Source : MNHN, Paris

duabus vicinibus in una connatis, caducae. Petiolus rotundus ad summum canaliculatus, 1,5 cm et ultra longus, ad 1 mm crassus, pilis albidis squamosis sparsis; apice subter 2, nonnunquam 3 glandulas stipitatas gerens, stipite 1 mm et ultra longo, vulgo margine petioli inserto (quomodo a C. rubricapitirupi *differt), capite dilatato-patelliformi. Lamina lanceolato-obovata, marginibus planis, ultra 8 cm longa, 2 cm lata, tenuiter acuminata, attenuata, basi cuneata vel subrotundata, supra glabra, subter clarior, pilos squamosos gerens, denique glabrescens; nervis utraque pagina paulo prominentibus, secundariis ante (interdum retro) leviter arcuatis, utroque latere 10-12.*

Racemi axillares vel pseudo-terminales, bracteis longis, lineari-acutis, flore ♀ vulgo unico basilari, pedicello 2 cm et ultra longo (et maxime si pars ♂ racemi brevis), saepe 0,5 cm et floribus ♂ minoribus paucis haud distantibus; floribus ♂ albis majoribus in fasciculis parvis in racemi parte superiore (2-5 cm); bractea initio fasciculum superans. Pedicelli ♂ ad 5 mm, filiformes; sicut calyces extra pilos stellatos, interdum squamosos gerentes. Sepala 5 basi connata, triangula, margine breviter ciliata. Petala oblonga, submembranacea, sepalis aequilonga, sed angustiora, pilis longis flexuosis intricatis maxime margine ornata, nervis 3. Disci glandulae parum conspicuae vel partim nullae. Stamina 10-13, filamentis magnis satis robustis, antheris longis perianthium superantibus; fundus floris et bases filamentorum pilis longis flexuosis nitidis ornati. Flos ♀ pedicello ultra 2 cm longo suffultus; vulgo 1, interdum 2 basi racemi proximi. Sepala 5,1 cm superantia, 3-4 mm lata, pilos paucos squamoso-glandulosos castaneos gerentes, ovato-acuta (summo apice rotundato excepto), paulo carnosa, pseudo-imbricata, basi revoluta, nervis 3 parum prominentibus. Petala nulla vel punctiformia, castanea. Discus carnosus lobis parum distinctis. ovarium subsessile, globosum, pubescens, parvum (in diam. 3 mm), stylis bis (-ter) divisis, ramis longis filiformibus, loculis magnis pericarpio parum crasso; ovula oblonga. Fructus calyce persistente aperto cinctus, sphaericus, in diam. fere 4 mm, valvis caducis glabrescentibus, pericarpio tenui extra pilis paucis stellato-squamosis permanentibus; semen ovale, castaneum, 4,5 mm longum, 3 mm latum, 2 mm crassum.

TYPE : *10 169 SF* (coll. inc.), 23-03-1957 (holo- ♂, ♀, P).

MADAGASCAR. CENTRE : Andrambovato, PB 5, Fianarantsoa.

Endémique. Fleurit et fructifie au mois de mars.

var. **grandifolia** J. Leand., *var. nov.*

A typo differt foliis multo majoribus (ad 20 cm longis, 4 cm latis), ut videtur in specimine inspecto racemis brevioribus, pedicellis ♀ brevioribus, floribus ♂ paucioribus.

TYPE : *14 556-SF*, (coll. inc.) (holo-, ♂, ♀, P).

MADAGASCAR. EST : "Sakatanato-Befody-Nosy Varika" (Nord de Mananjary), (fl. ♂, ♀, 21-5-1955).

Vernaculaire : Hazontsalamanga.

Laboratoire de Phanérogamie
Muséum - PARIS.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, sér. 2, **13** (3) : 299-306, 1973.

CROCHETS DE LIANES DU GABON : *ANCISTROCLADUS* ET *ANACOLOSA* (ANCISTROCLADACÉES ET OLACACÉES)

par Nicolas HALLÉ

RÉSUMÉ : Observations et interprétations morphologiques nouvelles relatives aux crochets dans les genres *Ancistrocladus* et *Anacolosa*, avec schémas et diagrammes structuraux.

SUMMARY: New examination and interpretation about the morphological structure of hooks in two climbers from Gabon: genus *Ancistrocladus* and *Anacolosa*.

Les lianes à crochets comptent au Gabon plus de 50 espèces réparties en 9 familles. Deux d'entre celles-ci seront considérées dans le présent travail : Ancistrocladacées et Olacacées. Les autres sont, pour mémoire, les Annonacées, Apocynacées, Dioncophyllacées, Linacées, Loganiacées, Mimosacées et Rubiacées.

Bien que constituant une catégorie de plantes grimpantes particulières (TREUB, 1883), les « lianes à crochets » ont des organes préhensiles qui peuvent être considérés biologiquement comme intermédiaires entre les épines et les vrilles. Les épines ont un rôle typiquement passif, elles sont variables par leur nature morphologique comme par leur longueur; lorsqu'elles sont arquées vers la base du rameau qui les porte, elles ne sont pourtant ni préhensiles ni capables de s'épaissir autour de leur support pour assurer leur prise (irritabilité). Quant aux vrilles toute autre est leur spécialisation : elles sont très mobiles, capables de torsions spiralées plus ou moins complexes et leur pédoncule forme une remarquable suspension élastique; elles se lignifient ou s'épaississent moins que les crochets et suivent souvent des courbes de plus petit diamètre.

Les crochets ont souvent des caractères intermédiaires à ceux précédemment indiqués. Ils varient par leur nature morphologique plus ou moins aisément reconnaissable, par leur mode de préhension et leur robustesse. Un crochet *typique* n'a pas d'autre fonction que son rôle de grappin; il est rigide et immobile malgré son irritabilité; sa courbe spiralée est relativement courte (environ 270° chez *Uncaria* et *Artabotrys*, 540° chez *Hugonia*) et se situe dans un même plan que le rameau qui le porte; cette courbe présente en général un grand diamètre de 1-2 cm. Enfin un crochet typique est

Source : MNHN, Paris

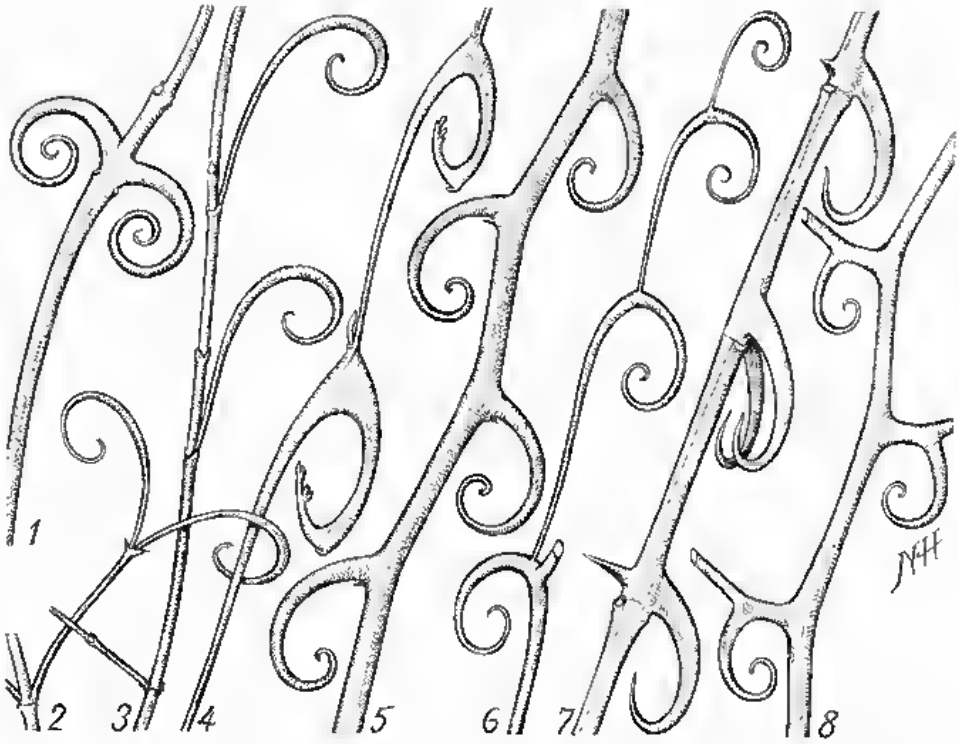


Fig. 1. — Rameaux à crochets de lianes du Gabon : **1, Hugonia obtusifolia** C.H. Wright (*N. Hallé 2649*); **2, Strychnos chrysophylla** Gilg (Le Testu 8415); **3, S. angolensis** Gilg (*N. Hallé 5276*); **4, Artabotrys thomsonii** Oliver (*N. Hallé 3007*); **5, Adenanthera klainei** Pierre ex Ed. Baker (*Le Testu 8353*); **6, Ancistrocladus** sp. (*N. Hallé 5391*); **7, Uncaria africana** G. Don (*N. Halle 1649*); **8, Anacolosa uncifera** Louis et Boutique (*N. Hallé 3761*).

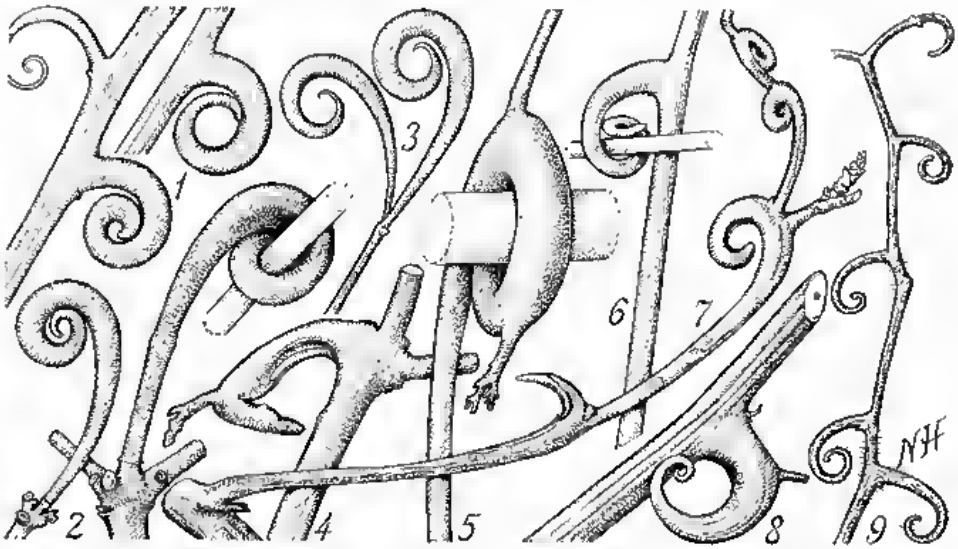


Fig. 2. — Vieux rameaux à crochets de lianes du Gabon : **1, Hugonia platysepala** Welw. ex Oliv. (*F. Hallé 165*, échantillon de Côte d'Ivoire); **2, Strychnos dale** De Wild. (*Klaine 3364*); **3, S. phaeotricha** Gilg (*Bouquet 1727*, échantillon du Congo); **4, Artabotrys letestui** Pellegr. (*N. Hallé et A. Le Thomas 62*); **5, A. thomsonii** Oliv. (*N. Hallé 4315*); **6, Adenanthera klainei** Pierre ex Ed. Baker (*A. Hladik 1966*); **7, Ancistrocladus** sp. (*N. Hallé 3955*); **8, Anacolosa uncifera** Louis et Boutique (*N. Hallé 3750*); **9, Dictyophleba stipulosa** (S. Moore ex Wernh.) M. Pichon (*A. Hladik 1850*).

Source : MNHN, Paris

irritable : il présente une capacité essentielle d'épaississement, souvent d'une façon considérable, autour du support dont il a pu, occasionnellement du fait de sa passivité, se saisir.

Ordinairement les genres à crochets ont toutes leurs espèces pourvues de ces organes. *Adenanthera klainei* et *Anacolosa uncifera* font exception, étant les seules espèces à crochets dans des genres inermes. Parfois tous les représentants de la famille sont munis de crochets comme les *Ancistrocladacées* (1 genre, nombreuses espèces) et les Dioncophyllacées (3 genres monospécifiques).

Fréquemment le genre à crochets se trouve isolé au sein d'une famille dont les autres genres sont dépourvus de crochets : c'est le cas de *Strychnos*, *Uncaria* et *Artabotrys*. L'intérêt taxonomique de ce caractère se situe donc à un niveau élevé, nettement plus important que dans le cas des épines, et presque aussi important que dans celui des vrilles.

Les principaux précurseurs de l'étude des crochets sont Treub (1883), Massart (1896) et De Wildeman (1933). Le sujet est si vaste qu'il reste beaucoup à glaner à la suite de ces chercheurs. Dans certains genres les analyses et interprétations morphologiques méritaient, nous semble-t-il, d'être reprises. Deux cas seulement sont étudiés dans la présente note.

***

ANCISTROCLADUS

La famille des Ancistrocladacées présente un genre unique et très homogène dont tous les représentants sont munis de crochets : ce sont une douzaine d'espèces tropicales de l'Ancien Monde, spécialement d'Afrique et d'Indochine. Les rameaux à crochets successifs (fig. 1,6 et 2,5) s'accroissent de façon sympodiale comme il a d'abord été montré par Gilg en 1894, puis revu et interprété par Massart en 1896. J. Léonard en 1949 décrivit une espèce congolaise, la quatrième alors connue pour l'Afrique et signala des différences importantes entre son analyse et celle de Massart qui avait étudié des espèces asiatiques (fig. 3, *a*). Dans son interprétation, Léonard accepte les traits essentiels de celle de Massart. Nous avons pu constater que le nouveau schéma de Léonard (fig. 3, *b*) est conforme à ce que l'on peut observer aussi bien sur les espèces africaines que sur les espèces asiatiques des collections du Muséum de Paris : seul le crochet inférieur de chaque série est bien démuni, au niveau de la bifurcation du segment suivant, de toute feuille réduite. L'interprétation de Massart était logique mais fondée sur un défaut d'observation, celle de Léonard, moins claire malgré l'exactitude de l'observation n'apporte aucune solution à une prétendue disparition de sa F_3 (en pointillé dans sa figure B, p. 38 et dans son texte, p. 39). Le problème de cette F_3 (pour nous feuille γ) restait à éclaircir. Notre interprétation est résumée sur la figure 3, *c*. $F_3 = \gamma$ doit être considérée comme recaulescente sur la longueur de 2 entre-nœuds le long de l'axe qu'elle porte à son aisselle. Un schéma explicatif plus détaillé est donné

Source : MNHN, Paris

dans la figure 4. Cette figure donne l'analyse d'une portion d'appareil végétatif d'*Ancistrocladus* sp. (*N. Hallé 3955*, Gabon) dont tous les éléments se retrouvent aisément sur n'importe quelle autre espèce.

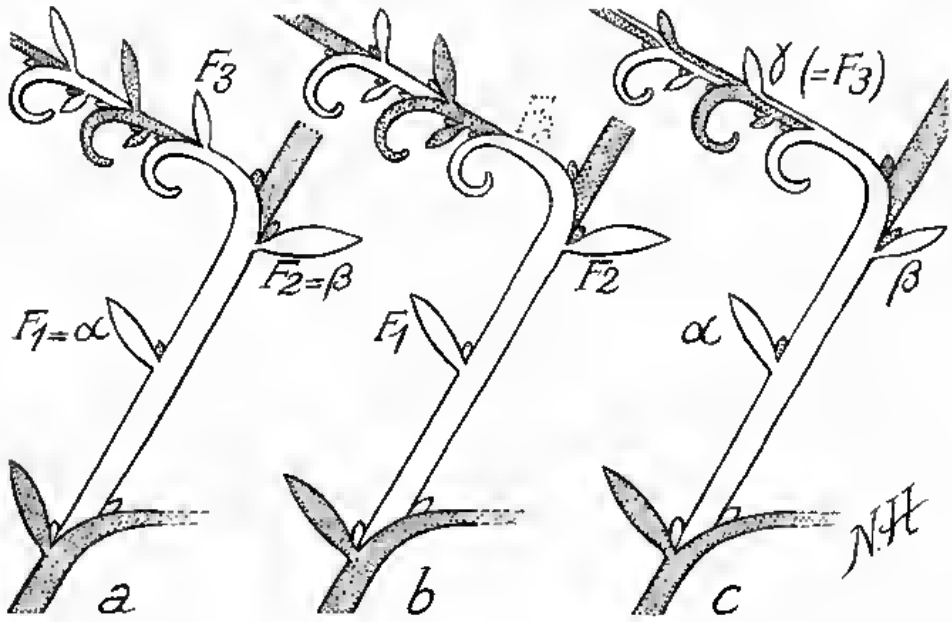


Fig. 3. — **Ancistrocladus**, schéma de la structure du rameau à crochets : a, interprétation de Massart (1896); b, interprétation de J. Léonard (1949); c, nouvelle interprétation.

A gauche se présente en A_1 une tige ancienne ou sympode orthotrope; la feuille inférieure axille trois bourgeons sériaux dont sont développés. le plus anciennement A_2, le plus récemment A_2. Le rameau A_2 présente des préfeuilles normales dicotyloïdes, puis une succession de feuilles numérotés de 1 à 13; la feuille 13 axille 3 bourgeons sériaux dont l'un, A_3, s'est développé (il répète la structure que schématise la fig. 3, *c*). La feuille 14 est recaulescente sur deux entrenœuds, selon notre hypothèse, et sa position apparente lui vaut un risque de confusion avec β car elle est plus haute que α. La dernière feuille aisément visible de A_2 est la feuille 15 qui cache elle-même une feuille 16 avortée au bout de la spire du crochet. L'aisselle vraie de 14 a produit un axe A_3 qui porte une α, une β recaulescente et une γ. L'aisselle fictive de 14 présente un axe A_4 et un bourgeon dont la position ne paraît pas s'accorder avec la position sériale attendue si l'aisselle était vraie et non fictive. En suivant les légères torsions qui se présentent sur le matériel sec on arrive à une compréhension claire de la structure si l'on postule une nature recaulescente de la feuille 14 de A_2 comme de la β de A_3, de la β′ de A_4, etc. Le diagramme de la figure 4 s'accorde avec l'observation empirique tant du matériel âgé que, malgré les difficultés pratiques, du matériel juvénile séché figuré en bas, à droite. Sur A_2 (équivalent de A_3)

Source : MNHN, Paris

Fig. 4. — **Ancistrocladus** (*N. Hallé 3955*) : *à gauche*, schéma de structure, en gris les axes impairs et leurs feuilles; en blanc les axes pairs et leurs feuilles; *au milieu*, diagramme explicatif d'une partie du schéma précédent; *à droite*, extrémité juvénile très grossie, correspondant à une partie seulement du diagramme précédent.

Source : MNHN, Paris

l'axe A_3 (équivalent du bourgeon b_4 est porteur de nombreuses feuilles disposées en spirale. Les rameaux sympodiaux à crochets présentent parfois 5-6 à 9 crochets successifs. Les crochets, souvent un seul d'une série le montre, sont aptes à s'épaissir considérablement autour d'un support. Parfois plusieurs crochets successifs d'une même série sont épaissis (fig. 2,7).

ANACOLOSA

L'*Anacolosa uncifera* Louis et Boutique, de la famille des Olacacées, est une vigoureuse liane de la forêt dense au Gabon et au Congo. Elle affectionne les crêtes arbustives et certaines galeries forestières où elle se montre plus accessible. Elle a été trouvée une fois au Massif de Fon en Guinée par R. SCHNELL (n° 3307, août 1947), et cette citation nouvelle ajoute une très intéressante espèce à la Flore de l'Afrique de l'Ouest.

C'est la seule liane du genre *Anacolosa* qui ne compte par ailleurs que des arbres et des arbustes : 14 espèces en Asie et Océanie, 2 espèces à Madagascar. L'*A. uncifera* est remarquable et aisément reconnaissable, notamment à l'état stérile, à cause de ses crochets circinés à spire atténuée qui ne sauraient être confondus avec aucun autre.

Quatre pieds vivants ont fait l'objet d'observations au Gabon, à Bélinga, au Sud de Mvadi, à partir du réseau routier du chantier de la Société des Mines de Fer. Aux alentours du lieu-dit le Belvédère sur crête de 1 000 m, l'espèce se présente en pieds buissonnants. Un tel port a déjà été noté ailleurs par d'autres récolteurs.

La partie la plus grosse de la tige, de 6-8 cm de diamètre, est parfois ± couchée, on y trouve de vigoureux rejets qui sont d'abord orthotropes. Vers la base de tels rameaux se présentent 3 ou 4 bourgeons axillaires disposés sur une spirale et au-dessus il y a passage à la phyllotaxie distique.

La phyllotaxie alterne distique est caractéristique des sommités d'*Anacolosa uncifera;* toutes les ramifications tertiaires ou d'ordre supérieur sont distiques avec toutes leurs feuilles et préfeuilles. Les axes sont en outre un peu comprimés et non pas cylindriques, même dans les parties inférieures qui se présentent en position verticale.

Les crochets sont nombreux (fig. 1,8) et leur véritable nature se reconnaît aisément sur les parties juvéniles (fig. 5,1 à 5). Dès 1947, la première description de l'espèce montre qu'il s'agit bien de pétioles. Longs au total de 1,5 à 3,5 cm, ils sont mieux développés sur les parties stériles de la plante, par contre réduits et peu fonctionnels ou nuls dans les parties florifères. Ils sont donc moins spécialisés que ne le sont à leur façon les épines de nature foliaire de certains *Asparagus* et des *Fouquieria*.

La base pétiolaire du crochet est recaulescente sur une longueur de 10-15 mm, la spire mesure 1 à 2 cm, le sommet pétiolaire enfin, d'environ 3-5 mm, est caduc souvent très tôt avec son petit limbe de 4 × 2 mm. Mais ce dernier persiste et se développe dans certains cas (fig. 5,5). Le produit axillaire de ce pétiole, soit A_2 ou A_3, est disposé à environ 80° de l'axe qui le porte, et présente clairement une préfeuille *α abaxiale* tandis qu'au dessus

Source : MNHN, Paris

la préfeuille β est adaxiale. Cette disposition remarquable est différente du type monocotyloïde qui s'observe par exemple chez les Annonacées.

La recaulescence pétiolaire est liée à la formation des crochets et se présente dans tous les cas où le produit axillaire est à la fois d'apparition précoce et de développement rapide. Au contraire lorsque les bourgeons

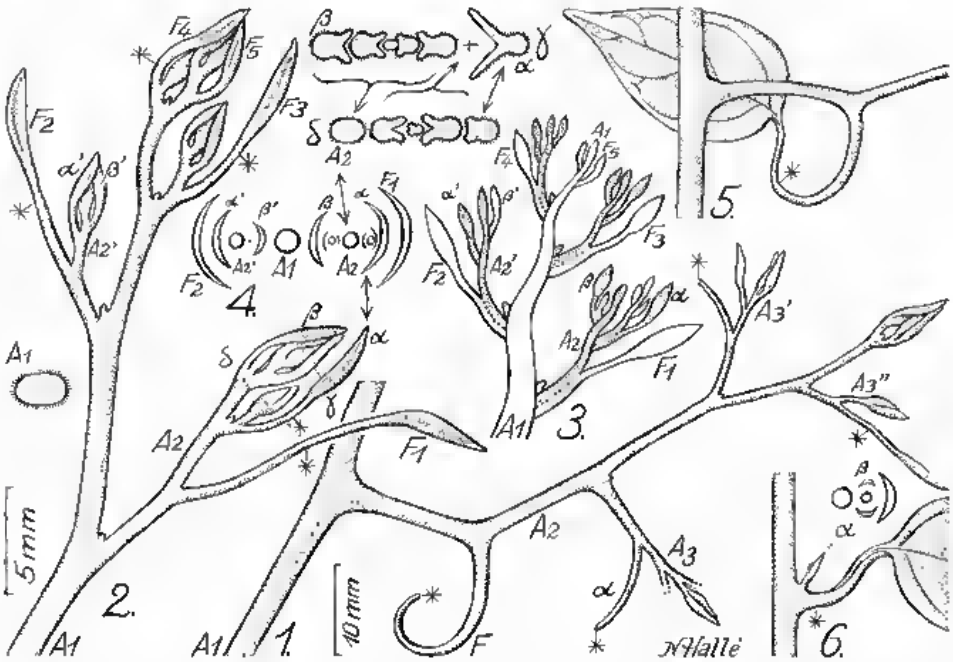


Fig. 5. — **Anacolosa uncifera** Louis et Boutique (*N. Hallé 3714, 3750, 3761*); **1**, rameau juvénile, le crochet F est le pétiole d'une feuille recaulescente dont A_2 est le produit axillaire; **2**, extrémité de rameau juvénile avec localisation des coupes γ et δ; **3**, schéma du détail précédent, en gris les axes nairs et leurs feuilles; **4**, coupes γ et δ et au-dessous diagramme de cette portion de la plante; **5**, feuille ayant persisté sur un crochet; **6**, feuille à produit axillaire dormant dont les préfeuilles α et β sont en position dicotyloïde. — Les astérisques indiquent les plans d'abscission des feuilles.

axillaires, inflorescentiels ou non, tardent à se développer cela exclut toute recaulescence. C'est par exemple le cas de la figure 5, 6. Lors du développement tardif d'un tel bourgeon dormant ou de bourgeons sériaux supplémentaires, il apparaît un axe dont les préfeuilles sont latérales de type dicotyloïde. β et α de la figure 5,6 sont situées dans un plan perpendiculaire à celui de l'axe porteur et de la feuille axillante.

Il est intéressant de noter que toutes les espèces arbustives d'*Anacolosa* ont bien des préfeuilles de type dicotylédoïde, alors que les feuilles et inflorescences sont habituellement distiques. Cela s'observe bien chez l'espèce malgache *A. pervilleana* Baillon, mais la seconde espèce malgache *A. caseariioides* Cav. et Ker. est la seule exception : ses feuilles et inflorescences ne sont pas distiques mais disposées en spirales.

Source : MNHN, Paris

En conclusion les préfeuilles d'*Anacolosa uncifera* se présentent tantôt suivant le type dicotyloïde, tantôt suivant un type particulier où « α » est abaxiale. Dans le premier cas les préfeuilles sont suivies d'un nombre variable (peu élevé dans les parties observées) de feuilles disposées sur une spirale, la phyllotaxie devenant au-delà distique. Dans le second cas toutes les parties végétatives sont d'emblée distiques. Le crochet enfin est susceptible d'épaississement comme le montre la figure 2,8.

Nous devons enfin suggérer qu'un avortement très précoce des vraies préfeuilles dicotyloïdes ou éventuellement d'une préfeuille adaxiale amorçant la séquence distique reste possible, et que dans ce cas la valeur de la première feuille abaxiale serait à reconsidérer. Une recherche minutieuse d'anomalies intermédiaires entre les deux cas rencontrés serait d'un grand intérêt.

NOTA : La figure de VILLIERS (p. 109, pl. 27, 1, 1973) est erronée, le crochet étant situé du mauvais côté; la préfeuille est montrée en position adaxiale ce qui ne s'observe jamais.

BIBLIOGRAPHIE

CAPURON, R. — Matériaux pour l'étude de la Flore forestière de Madagascar. Olacacées Centre technique forestier tropical. Brochure ronéotypée (avril 1968).

CAVACO, A. et KERAUDREN, M. — Nouvelles Olacacées de Madagascar. Bull. Soc. Bot. France, **110** : 245-248, fig. (1963).

DE WILDEMAN, E. — Sur les Crochets, Crampons, Grappins, Épines, Piquants dans le règne végétal. Mém. Acad. Roy. Belgique, Bot. **12** : 1-117 (1933).

GILG, E. — *Ancistrocladus*, Natürl. Pflanzenf. **21** : 589-592, fig. 269-270 (1925).

LÉONARD, J. — *Ancistrocladus*, Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique **82**: 27-40, pl. 1-2 (1949).

LOUIS, J. et BOUTIQUE, R. — Bull. Jard. Bot. État, Bruxelles **18** : 255-258, 1 pl. (1947). *Anacolosa uncifera* sp. nov.

LOUIS, J. et LÉONARD, J. — *Anacolosa*, Fl. du Congo Belge et du R.-U. 1 : 264-266, 1 pl. (1948).

MASSART, J. — Sur la morphologie du bourgeon; la différenciation raméale chez les lianes. Ann. Jard Bot. Buitenzorg **13** : 121-136, pl. 14 et 15 (1896).

TREUB, M. — Sur une nouvelle catégorie de plantes grimpantes. Ann. Jard. Bot. de Buitenzorg **3** : 44-75, pl. 77-12 (1883).

VAN TIEGHEM, Ph. — *Ancistrocladus*, Journ. de Botanique **17** : 151-168 (1903).

VILLIERS, J.-F. — *Anacolosa*, Fl. du Gabon **20** : 104-105, pl. 27 : 109 (1973).

Laboratoire de Phanérogamie
Muséum - PARIS.

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, sér. 2, 13 (3) : 307-312, 1973.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES *PODOSTEMACEAE*

III. LE GENRE *STONESIA*

par Colette CUSSET

Depuis le travail d'ENGLER (1930) aucune révision mondiale des *Podostemaceae* n'a été faite; seules des études locales ont été entreprises : VAN ROYEN pour l'Amérique (1953-1954), VAN STEENIS pour la Malaisie (1948), Sir G. TAYLOR pour l'Ouest africain (1953). De nombreuses récoltes plus récentes apportant des données nouvelles rendent nécessaire une mise au point sur cette très intéressante famille. Nous nous proposons, après l'étude des *Podostemaceae* de Madagascar, d'entreprendre une révision des genres africains.

Treize genres sont actuellement connus, endémiques, à l'exception de *Sphaerothylax* (Afrique et Madagascar); ils sont abondamment représentés en Afrique occidentale et centrale, de la Sierra Leone au Zaïre, et présents en Afrique de l'Est et du Sud. Nous nous proposons de les examiner les uns après les autres.

Le genre *Stonesia* a été créé en 1953 par Sir G. TAYLOR pour regrouper, à la suite des récoltes de DES ABBAYES, 3 espèces endémiques de Guinée française. Actuellement l'aire de répartition de deux d'entre elles s'étend au Sierra Leone. Deux récoltes récentes de Garms nous amènent à décrire ici une quatrième espèce de ce genre, *Stonesia taylorii*, que nous dédions à Sir George TAYLOR.

Nous remercions ici Messieurs les Directeurs des Herbiers de Wageningen, d'Utrecht et du Polytechnicum de Zurich qui ont eu l'obligeance de nous prêter du matériel de ce genre.

STONESIA G. Taylor

Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot. 1 (3) : 59 (1953).

Partie basale thalloïde, crustacée, portant à sa surface des rameaux courts et de longues tiges, simples ou ramifiées, munies de fleurs solitaires ou groupées. Feuilles généralement plusieurs fois divisées.

Source : MNHN, Paris

Spathelles dressées ou couchées, ellipsoïdes à subobovoïdes, solitaires ou en glomérules, encadrées de 2 bractées de forme variable. Fleur retournée dans la spathelle. Pédicelle longuement exsert après l'anthèse. Deux tépales encadrant 2 étamines à filets soudés au moins sur la moitié de leur longueur. Staminode toujours présent entre les étamines. Anthères biloculaires, introrses, loculicides. Ovaire largement ellipsoïde, biloculaire, à placentation axile, porté ou non par un gynophore très court. Placentas subglobuleux à ellipsoïdes, portant de nombreux ovules anatropes.

Capsule à 2 valves égales, ornée de 12-16 côtes fines, les côtes les plus proches des sutures n'atteignant pas les pôles des valves. Graines nombreuses, ellispoïdes, à testa réticulée.

Espèce-type : *Stonesia heterospathella* G. Tayl., Guinée française.

CLÉ DES ESPÈCES

1. Rameaux inflorescentiels allongés, portant sur une orthostique des fleurs bien développées et sur une autre des bourgeons floraux de taille réduite, ce qui simule une inflorescence unilatérale. . . . . 1. *St. taylorii*

1'. Fleurs non sur deux orthostiques, disposées de façon irrégulière, solitaires ou en glomérules.

2. Tiges simples, rarement bifides au sommet; stigmates grêles et filiformes (environ 15 : 1) . . . . . 2. *St. gracilis*

2'. Tiges ramifiées.

3. Fleurs groupées en glomérules; stigmates épais et très courts (environ 3 : 1) . . . . . 3. *St. fascicularis*

3'. Fleurs solitaires, axillaires; stigmates filiformes (environ 8 : 1) . . . . . 4. *St. heterospathella*

1. **Stonesia taylorii** C. Cusset., *sp. nov.*

Ima pars thalloidea crustacea. Caules simplices vel raro bipartitae, nudae, unilateraliter florigera ramuscula ferentes. Ramuscula verticillatibus, ovatis, vel trilobatis et lobis ovatis, vel 4-lobatis et mediis 2-3-plo longioris quam lateralibus linearibus lobis, foliis vestita.

Spathella terminalis, solitaria, ovoidea, irregulariter apice fissa, inversum florem continens. Dua coalitis filamentibus stamina, duobus 0,8 mm longis filiformis tepalis munita; biloculares antherae vix 1 × 0,7 mm sacculis utrinque longistrorsum dehiscentibus. Staminodium filiforme, 0,6 mm longum inter staminum dispositum. Ovarium late ellipsoideum, gynophoro breviore suffultum, multicostatum, biloculare, axiali placentatione. Stigmata tronconoidea, raro apice leviter bifida.

Capsula late ellipsoidea, duabus paribus valvis ab apice usque ad imum dehiscens. Valvae 6-costatae, costis marginalibus valvarum basim apicemque non attingentibus. Semina desiderantur.

Typus : *Garms s.n.*, Guinée française (holo-, HBG!).

Partie basale thalloïde crustacée portant de longues tiges (jusqu'à 10 cm) simples, rarement divisées en 2, munies de rameaux latéraux sur 2 orthostiques. Les fleurs de l'un de ces orthostiques se développent alors

Source : MNHN, Paris

que celles de l'autre ont un développement plus tardif ce qui simule une inflorescence unilatérale. Tige principale nue; rameaux latéraux portant des verticilles de feuilles simples, entières, et ovales, puis trilobées à lobes ovales, puis 4-lobées à lobes linéaires, les 2 lobes médians étant 3 à 5 fois plus longs que les lobes latéraux.

Spathelle terminale (2 mm), solitaire, ovoïde, se déchirant irrégulièrement au sommet à l'anthèse. Fleur retournée dans la spathelle. Pédicelle long de 1 cm après l'anthèse. Deux tépales (0,8 mm) filiformes, encadrant 2 étamines à filets soudés sur la moitié de leur longueur et un staminode filiforme (0,6 mm) entre les étamines. Anthères (1 × 0,7 mm) biloculaires, loculicides, introrses. Pollen bicellulaire. Ovaire largement ellipsoïde (1 × 0,9 mm), 12-costé, biloculaire à placentation axile, porté par un gynophore très court (0,2 mm). Stigmates tronconiques, rétus (0,6 × 0,15 mm). Placentas subglobuleux portant de nombreux ovules anatropes.

Capsule à 2 valves égales, ornées chacune de 6 côtes fines, les côtes les plus marginales n'atteignant pas les pôles des valves. Graines inconnues.

Répartition : Guinée française : *Garms s.n.*, Bafing près de Fandanda à la frontière du Mali (fl., mai) (HBG!); *s.n.*, Tene près de Dabioye (fl., avr.) (HBG!).

2. **Stonesia gracilis** G. Tayl.

Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot. 1 (3) : 65, fig. 7 (1953).

Partie basale thalloïde crustacée, irrégulièrement lobée, portant des rameaux courts et des tiges dressées, simples, rarement divisées en 2 au sommet, pouvant atteindre 22 cm. Feuilles linéaires ou bifides à segments filiformes, caduques avant l'anthèse. Rameaux courts formés d'une spathelle dressée, ovoïde à base un peu atténuée, encadrées de 2 bractées ovales non caduques. Sur les tiges fleurs solitaires ou groupées par 2-3.

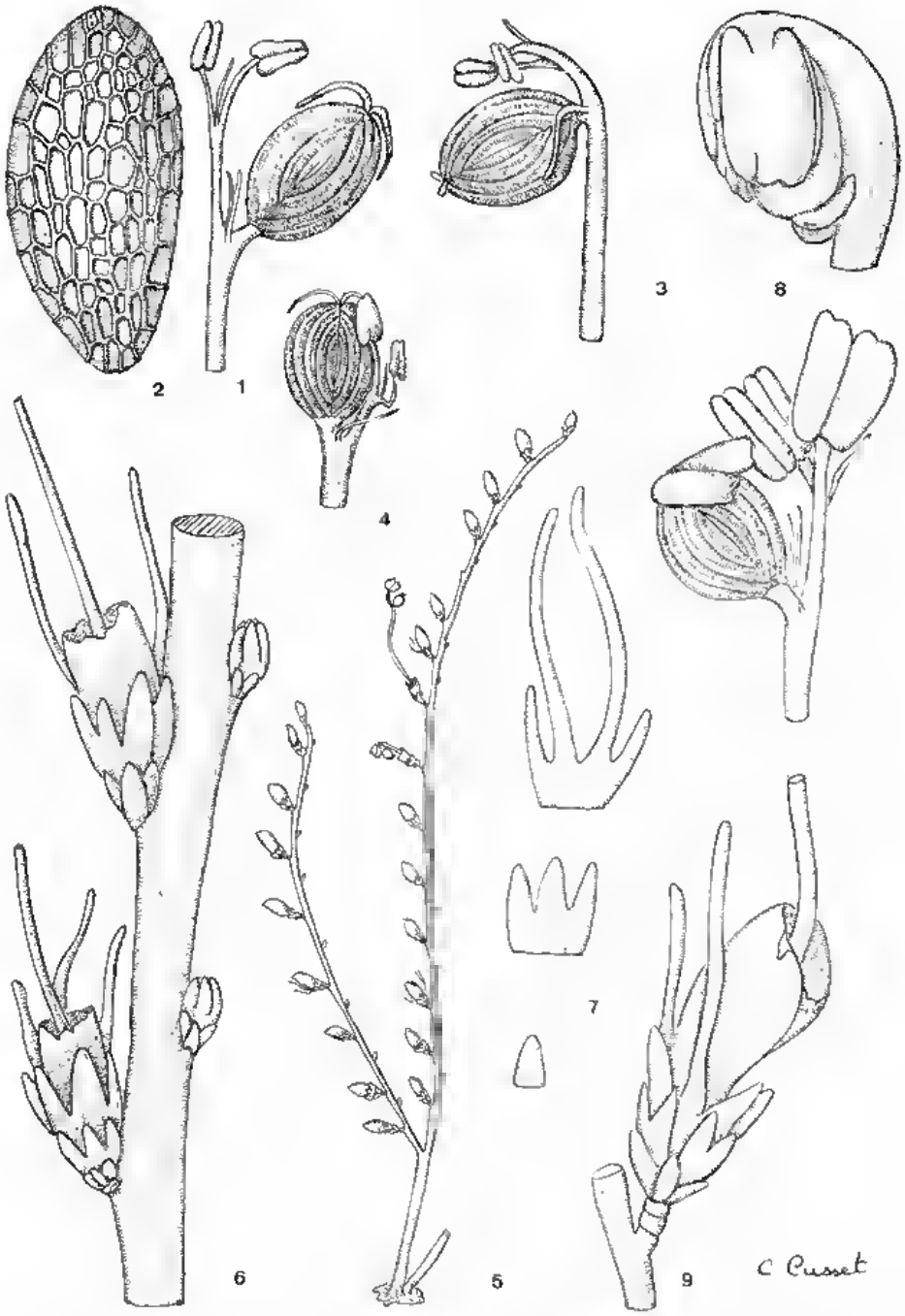
Spathelles déhiscentes irrégulièrement au sommet à l'anthèse. Pédicelle long de 4 mm après l'anthèse. Deux tépales (0,8 mm) filiformes, encadrant 2 étamines à filets soudés sur la moitié de leur longueur et un staminode subulé situé entre les étamines. Anthères biloculaires, introrses, loculicides. Pollen bicellulaire. Ovaire (0,9 × 0,7 mm), 12-14 costé, largement ellipsoïde, biloculaire à placentation axile, porté par un très court gynophore. Stigmates grêles et filiformes (0,3 mm), divergents. Placentas subglobuleux portant de nombreux ovules anatropes.

Capsule à 2 valves égales, ornées de 6-8 côtes, les côtes marginales n'atteignant pas les pôles des valves. Graines petites (0,23 × 0,13 mm), rougeâtres, à testa réticulée.

Type : *des Abbayes 355* /1951, Guinée française (holo-, BM, iso- REN, ZT!).

Répartition : Guinée française : *des Abbayes 355* /1951, grandes chutes, cercle de Kindia (fr., nov.) (BN, REN, ZT!); *A. Chevalier 20232 b*, grandes chutes, chemin de fer, km 107 (fr., dec.) (P!). — Sierra Leone : *Morton & Gledhill SL 2933*, Tingi, mts Kono, en forêt au-dessus de Koyema (fr., dec.) (WAG!).

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — **Stonesia heterospathella** G. Tayl. : **1**, fleur épanouie × 15; **2**, graine × 160. — **Stonesia fascicularis** G. Tayl. : **3**, fleur épanouie × 15. — **Stonesia gracilis** G. Tayl. : **4**, fleur épanouie × 15. — **Stonesia taylorii** C. Cusset : **5**, plante en pied × 1,5; **6**, detail de la tige × 10; **7**, feuilles à 3 niveaux différents du rameau court × 10; **8**, fleur jeune dégagée de sa spathelle × 15; **9**, fleur épanouie × 15. (1, *Morton SL 638*; 2, *Chevalier 20231*; 3, *des Abbayes 837/1948*; 4, *Morton & Gledhill SL 2933*; 5-9, *Garms s.n.*).

Source : MNHN, Paris

3. **Stonesia fascicularis** G. Tayl.

Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot. **1** (3) : 65, fig. 6 (1953).

Partie basale probablement thalloïde, non connue. Tiges dressées pouvant atteindre 40 cm, ramifiées. Feuilles (15 mm) 2-3 fois bifides à segments linéaires, disparaissant à l'anthèse et ne subsistant que dans la partie supérieure des rameaux où les fleurs ne sont pas encore développées. Glomérules de 3-6 fleurs.

Spathelles portées par un pédicelle épais et court. Bractées ovales, caduques. Spathelle subobovoïde (2 mm) déhiscente irrégulièrement au sommet. Fleur retournée dans la spathelle. Pédicelle long de 5 mm après l'anthèse. Deux tépales (0,6 mm) filiformes encadrant 2 étamines à filets soudés sur la moitié de leur longueur et un staminode (0,5 mm) entre les étamines. Anthères (0,75 × 0,5 mm) biloculaires, introrses, loculicides. Pollen bicellulaire. Ovaire sessile largement ellipsoïde, 12-16 costé, biloculaire à placentation axile. Stigmates (0,1 mm) très courts et épais, divergents. Placentas subglobuleux portant de nombreux ovules anatropes.

Capsule à 2 valves égales 6-8 costées, les côtes marginales n'atteignant pas les pôles des valves.

TYPE : *des Abbayes 897*/1948, Guinée française (holo-, BM, iso, REN, U!).

RÉPARTITION : GUINÉE FRANÇAISE : *des Abbayes 897*/1948, Pita, chutes de Kinkon, alt. 880 m (fl., fr., nov.) (BM, REN, U!).

4. **Stonesia heterospathella** G. Tayl.

Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot. **1** (3) : 60, fig. 4-5 (1953).

— *Dicraeia garrettii* auct. non C. H. WRIGHT, « *Dicraea* » : A. CHEV,. Expl. Bot. A.O.F. : 539 (1920); HUTCH. & DALZ., FWTA ed. 1, **1** : 108 (1927) *p.p.*
— *Dicraeanthus parmeliaides* A. CHEV., Fl. Viv. A.O.F. **1** : 294, fig. 43 (1938), *nam. invalid. (descr. gallice)* ; G. TAYL., *l.c.* 60, *pro syn.*

Partie basale thalloïde crustacée, irrégulièrement lobée, portant à sa surface des rameaux courts en files radiales et des tiges ramifiées. Rameaux courts composés d'une spathelle sublenticulaire apprimée sur le thalle, encadrée de 2 bractées ovales embrassantes. Tiges ramifiées pouvant atteindre 12 cm. Sur cette tige, feuilles laciniées axillant une spathelle solitaire, caduques un peu avant l'anthèse. Spathelles axillaires, involucellées, encadrées de 2 bractées linéaires (1 mm) caduques.

Spathelles déhiscentes irrégulièrement sur la face abaxiale pour celles du thalle, au sommet pour celles des tiges. Fleur retournée dans la spathelle. Pédicelle long de 4 mm après l'anthèse. Deux tépales (0,5 mm) filiformes encadrant 2 étamines à filets soudés sur la moitié de leur longueur et un staminode (0,6 mm) subulé, entre les étamines. Anthères (0,4 × 0,2 mm) biloculaires, introrses, loculicides. Pollen bicellulaire. Ovaire (1,2 × 0,8 mm) largement ellipsoïde, 12-16 costé, biloculaire à placentation axile, porté par un court gynophore. Stigmates (0,5 mm) filiformes, divergents. Placentas subglobuleux portant de nombreux ovules anatropes.

Source : MNHN, Paris

Capsule largement ellipsoïde à 2 valves égales ornées de 6-8 côtes fines, les plus marginales n'atteignant pas les pôles des valves. Graines petites (0,26 × 0,13 mm) rougeâtres, à testa réticulée.

TYPE : *des Abbayes 877*/1948, Guinée française (holo-, BM, iso-, REN, U!, ZT!).

RÉPARTITION : GUINÉE FRANÇAISE : *des Abbayes 877*/1948, Ditinn, cercle de Dalaba, alt. 720 m (fr., nov.) (BM, REN, U!); *887, 887 b*/1948, chutes de Ditinn, cercle de Mamou, alt. 700 m (fl., nov.) (U!); *897 b*/1948, chutes de Kinkon, Pita, alt. 880 m (fr., nov.) (U!, ZT!); *A. Chevalier 20231*, grandes chutes, chemin de fer km 107 (fr., déc.) (P!); *Schnell 4721*, Foula-Djallon, région de Dalaba (fr., sept.) (ABT, BR!). — SIERRA LEONE : *Morton & Gledhill SL 683*, riviere n° 2, Peninsular (fr., janv.) (WAG!); *Morton SL 638*, Havelock, Freetown (fr., janv.) (WAG!) *Richads 7223*, N Tokel, Peninsula (fl., mars) (K, P!); *7346*, Mortena Valley, Peninsula (fl., mars) (K, P!).

BIBLIOGRAPHIE

CUSSET, C. — Contribution à l'étude des *Podostemaceae*. I. *Diplobryum*, genre monospécifique nouveau de *Podostemaceae*. Adansonia, sér. 2, **12** (2) : 279-282 (1972).

— Contribution à l'étude des *Podostemaceae*. II. Les *Podostemaceae* de Madagascar. Adansonia, sér. 2, **12** (4) : 557-568 (1972).

ENGLER, A. — *Podostemonaceae*, in Nat. Pflanzenfam., ed. 2, **18a** : 3-68 (1930).

TAYLOR, G. — Notes on *Podostemaceae* for the revision of the Flora of West Tropical Africa. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot. **1** (3) : 53-79, 14 pl. (1953).

— *Podostemaceae*, in HUTCH. & DALZ,. FWTA, ed. 2, **1** (1) : 122-127, 2 pl. (1954).

VAN ROYEN, P. — The *Podostemaceae* of the New World. Meded. Bot. Mus. Utrecht **107** : 1-154 (1951); **113** : 1-21 (1953); **119** : 215-263 (1954).

VAN STEENIS, C.G.G.J. — *Podostemaceae*, in Flora Malesiana **1** (4) : 65-68 (1948).

Laboratoire de Phanérogamie
Muséum - PARIS.

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, sér. 2, 13 (3) : 313-332, 1973.

LA PAROI MÉGASPORALE DE L'*ISOETES SETACEA* BOSC EX DELILE

ÉTUDE EN MICROSCOPIES PHOTONIQUE ET ÉLECTRONIQUES LOCALISATION ET NATURE DE LA SILICE ENTRANT DANS SA CONSTITUTION

par Daniel ROBERT, Françoise ROLAND-HEYDACKER, Janine DENIZOT, Jean LAROCHE, Pierre FOUGEROUX et Léon DAVIGNON

RÉSUMÉ : Les techniques de microscopies photonique et electroniques par transmission et à balayage, de microanalyse par sonde électronique, d'absorption aux infrarouges ont permis de préciser l'organisation et la nature chimique des enveloppes de la mégaspore de l'*Isoetes setacea* Bosc ex Delile. La paroi possède trois couches : une périspore externe, très épaisse, à ornementations spécifiques, constituée par un gel de silice pure; une exospore complexe, caractérisée dans sa partie périphérique par une structure alvéolaire et la présence de granules siliceux; enfin, une endospore cellulosique, fine et homogène.

SUMMARY: The techniques of photonic and electronic microscopies (transmission and scanning), those of microprobe analysis and those of infrared absorption have enabled us to determine the organization and the chemical nature of the walls of the megaspore of *Isoetes setacea* Bosc ex Delile. The wall consists of three layers: a very thick external perispore made of pure amorphous silica with specific ornementations; a complex exospore which is characterized in its peripheric part by an alveolar structure and the presence of silica granules; at last, a thin and homogeneous cellulosic endospore.

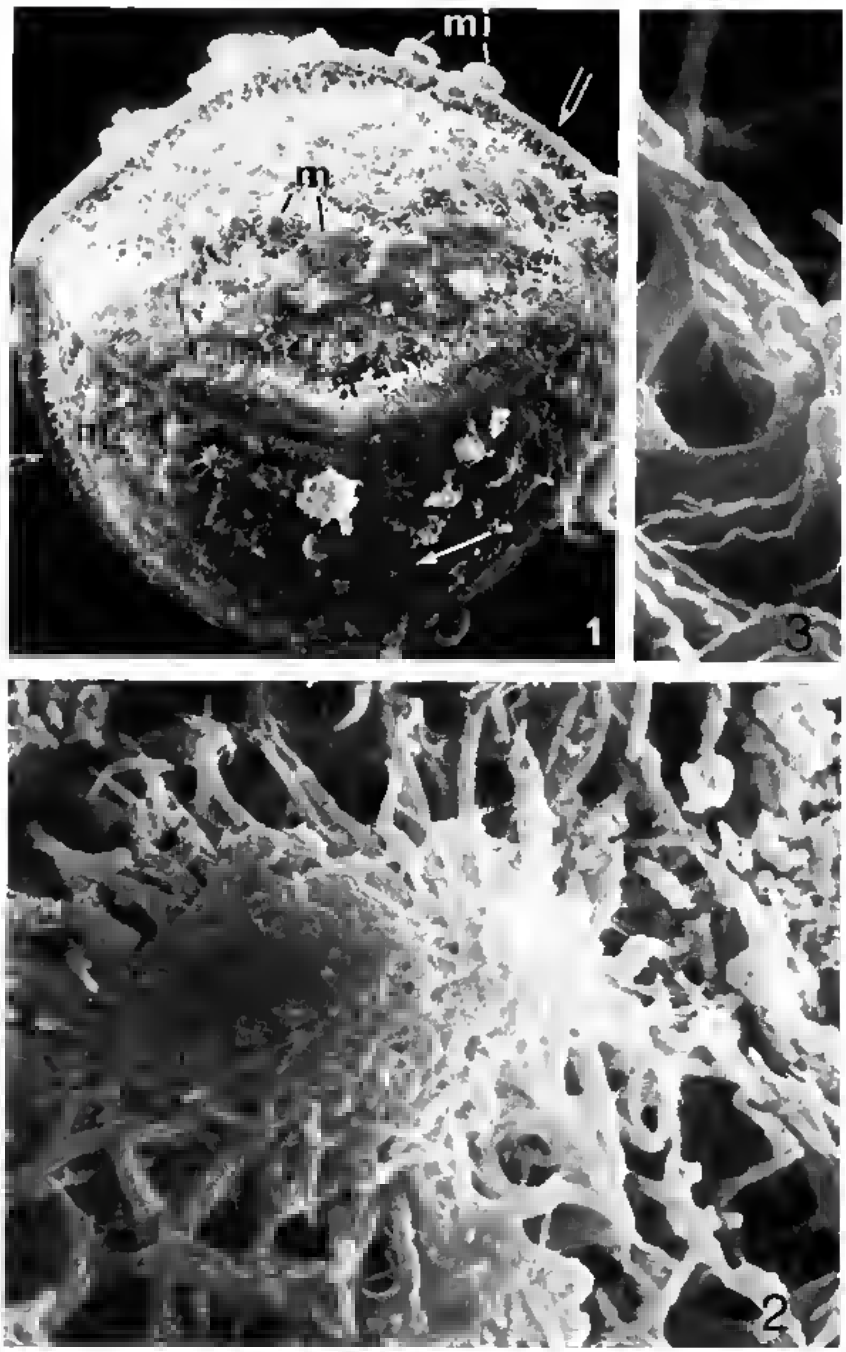
INTRODUCTION

L'essentiel des connaissances sur les parois mégasporales des *Isoetes* est dû, entre autres, aux travaux de TSCHISTIAKOFF (1873), FITTING (1900), LA MOTTE (1933), ERDTMAN (1957, 1971), PETTITT (1966, 1971).

Anciens et trop souvent fragmentaires, ces résultats ont parfois donné naissance à des interprétations divergentes pour ce qui concerne, en particulier, l'organisation des parois sporales et la nature chimique de la périspore.

Aussi, avons-nous été conduits, avec des moyens modernes d'investigation, à entreprendre de nouvelles recherches sur ces différents points.

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — Microscopie électronique à balayage : 1, Vue proximale d'une mégaspore. Entre les bourrelets trilètes (flèches simples) et le bourrelet subéquatorial (flèches doubles), la surface est ornée de mamelons, *m*; *mi*, microspores (× 160). — 2, Surface de la périspore; détail d'un mamelon hérissé de spicules (× 2 200). — 3, Spicules de la périspore. Noter leur aspect torsadé (× 5 250).

Source : MNHN, Paris

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Les mégaspores étudiées proviennent de pieds d'*Isoetes setacea* Bosc ex Delile (= *Isoetes delilei* Rothm.) récoltés en septembre 1972 dans les mares du domaine de Roquehaute (Hérault).

Les mégaspores furent prélevées à l'intérieur de sporanges soit fermés, soit partiellement décomposés; la décomposition des sporanges conditionne, dans la nature, la sporulation. Elles furent ensuite fixées par le glutaraldéhyde, postosmiées, incluses dans l'épon, puis débitées en coupes :

— semi-fines pour, après coloration par le bleu de toluidine ou la réaction APS, les observations en microscopie photonique;

— ultra-fines pour, après avoir été contrastées par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb, les examens en microscopie électronique par transmission.

Pour les études en microscopie électronique à balayage [1], les spores ont été soumises à des techniques rapportées par ailleurs (ROLAND, 1969; HIDEUX, 1972).

La recherche et la localisation précise du silicium ont nécessité l'emploi d'un microanalyseur à sonde électronique : le principe de cet appareil et le mode de préparation du matériel (spores entières, fragments de périspore, coupes semi-fines) ont été définis antérieurement (ROBERT, 1971).

La nature exacte de la silice fut déterminée par absorption des radiations infrarouges; la technique, les résultats et l'interprétation de ces derniers seront exposés dans un paragraphe distinct.

RÉSULTATS

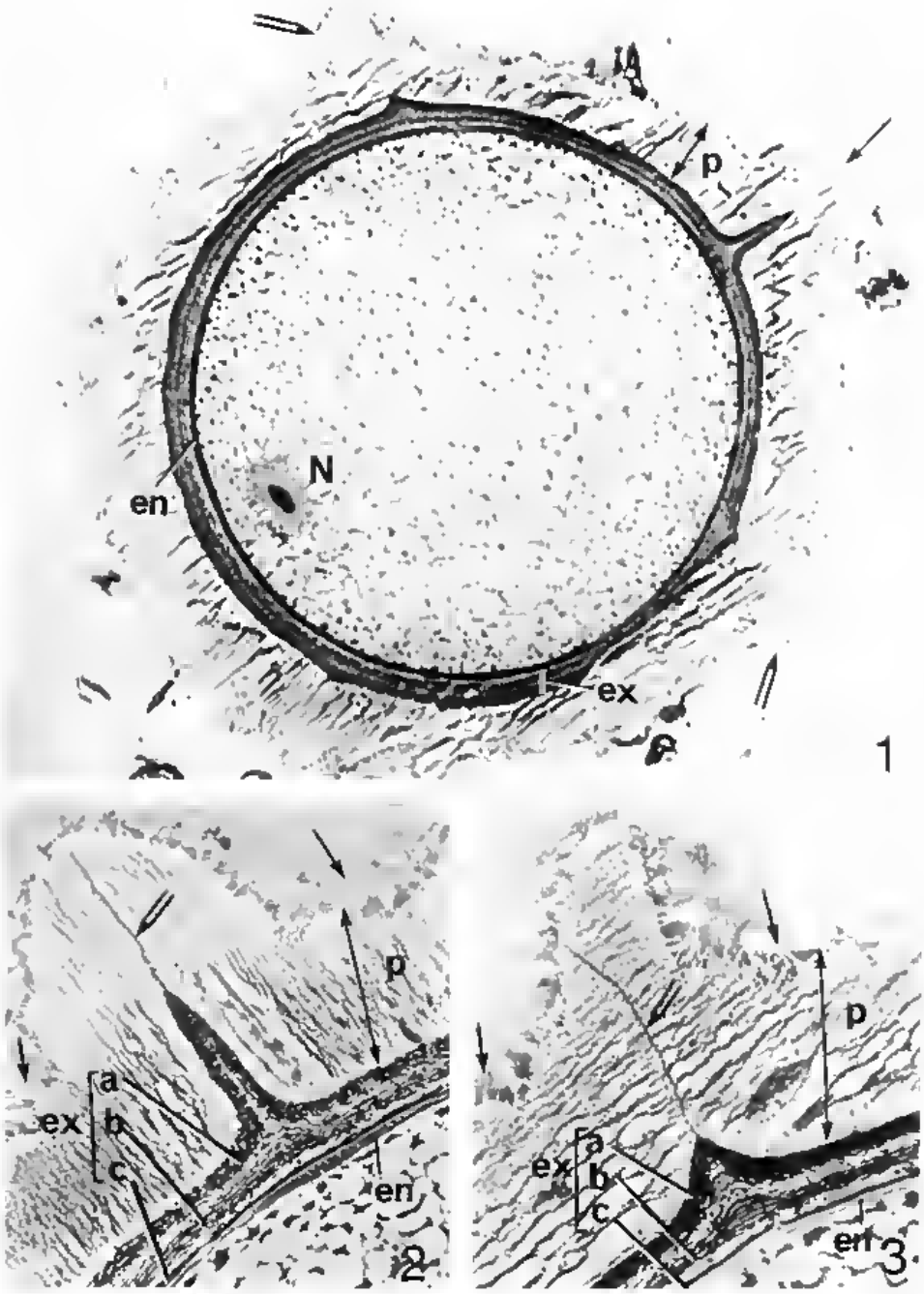
1. ORGANISATION DES MÉGASPORES

Les sporanges des *Isoetes* sont situés chacun à la base d'une feuille, dans une crypte au-dessous de la ligule; ils sont cloisonnés par des trabécules de tissu stérile. Sur chaque pied d'isoète, se développent des sporanges différents : les uns, portés par les feuilles les plus périphériques, sont les premiers formés et contiennent un nombre restreint de mégaspores très volumineuses (600 à 800 μ de diamètre); les autres, localisés sur les feuilles plus axiales, donc plus jeunes, renferment de très nombreuses microspores d'environ 25 à 30 μ de diamètre.

Les mégaspores, auxquelles nous nous sommes intéressées exclusivement, sont de couleur blanche et de forme globuleuse. Elles sont trilètes : leur pôle proximal est marqué par trois bourrelets proéminents (Pl. 1, fig. 1, flèches simples) dont le point de convergence correspond à la partie de la spore qui, immédiatement après la méiose, était orientée vers le centre de

1. Les clichés ont été réalisés à l'aide du microscope à balayage type Stereoscan Cambridge, en service au Laboratoire d'Écologie générale, Muséum national d'Histoire naturelle, Brunoy.

Source : MNHN, Paris



Pl. 2. — Microscopie photonique; Coupes semi-fines, coloration APS : 1, Mégaspore mûre. Le noyau, *N*, occupe une position excentrée. La paroi est constituée de 3 couches : l'endospore, *en*, l'exospore, *ex*, et la périspore, *p*. Remarquer la section d'une branche de la marque trilète (flèche simple) et les sections du bourrelet subéquatorial (flèches doubles). (× 180). — 2, Section au niveau d'une branche de la marque trilète : seul le feuillet externe, *a*, de l'exospore participe à sa formation. Les feuillets *b* et *c* sont peu ou pas modifiés. L'endospore, *en*, est épaissie à ce niveau. Une fissure radiale (flèche double) entaille la périspore, *p*. Noter les spicules à la surface de la périspore (flèches simples) (× 550). — 3, Section au niveau du bourrelet subéquatorial : le pointement du feuillet *a* est peu important. La périspore, *p*, est épaissie. La fissure (flèche double), radiale dans sa partie profonde, s'infléchit brusquement en atteignant l'extérieur (× 550).

Source : MNHN, Paris

la tétrade. La région proximale, plus ou moins aplatie, est séparée de la face distale hémisphérique par un bourrelet sub-équatorial très saillant (Pl. 1, fig. 1, flèches doubles), localisé au tiers supérieur de la spore; il n'est pas rigoureusement annulaire car il s'infléchit vers le pôle proximal à l'extrémité de chacune des trois marques trilètes auxquelles il se raccorde.

La surface de cette mégaspore est ornée, entre les bourrelets trilètes et sub-équatorial, de nombreux mamelons (Pl. 1, fig. 1).

L'examen en microscopie photonique de coupes semi-fines montre que l'organisation interne des mégaspores mûres est relativement simple : elle ne consiste qu'en une cellule (Pl. 2, fig. 1) à cytoplasme surchargé de matériaux de réserves et dont le noyau (*N*, Pl. 2, fig. 1) occupe une position distale. Les organites cytoplasmiques sont concentrés dans la zone périnucléaire. En dehors de cette dernière, le cytoplasme est très pauvre en organites; il se résout à de fins trabécules tissant un réseau irrégulier dans les mailles duquel le matériel de réserve est emprisonné (Pl. 7, fig. 2).

Ces réserves consistent en :

— des *granules polygonaux*, de taille variable, qui s'intègrent parfaitement au réseau cytoplasmique dont ils occupent quelques mailles. Leurs affinités tinctoriales (coloration jaune par l'iode, bleue par le bleu de bromophénol), leurs réponses positives aux méthodes histochimiques de caractérisation des acides aminés (alloxane-schiff) permettent d'affirmer qu'ils sont essentiellement de nature protéique. Lors de la réhydratation des spores (Pl. 7, fig. 2, *gp*), ils perdent leur forme polygonale et se contrastent fortement par le citrate de plomb après fixation osmique.

— des *gouttelettes* (Pl. 7, fig. 2, *gl*), de loin les plus nombreuses, qui occupent la plupart des mailles à l'exclusion de celles occupées par les granules protéiques. Elles sont de nature lipidique comme l'attestent les colorations par le noir et le rouge soudan. Ce sont des huiles liquides à température ordinaire, vraisemblablement des glycérides neutres, car elles se colorent en rose par le bleu de nil, et insaturées comme l'ont montré les résultats de Sosa-Bourdouil (1940) sur une espèce voisine.

La recherche des composés polysaccharidiques, notamment de l'amidon qui constitue l'une des formes principales des réserves végétales, s'est toujours révélée négative dans les mégaspores mûres.

La spore est limitée par une paroi dont l'originalité est due à une forte épaisseur, une organisation relativement simple et une nature complexe. En section et en microscopie photonique, elle révèle trois couches (Pl. 2, fig. 1, 2, 3) qui sont de l'intérieur vers l'extérieur :

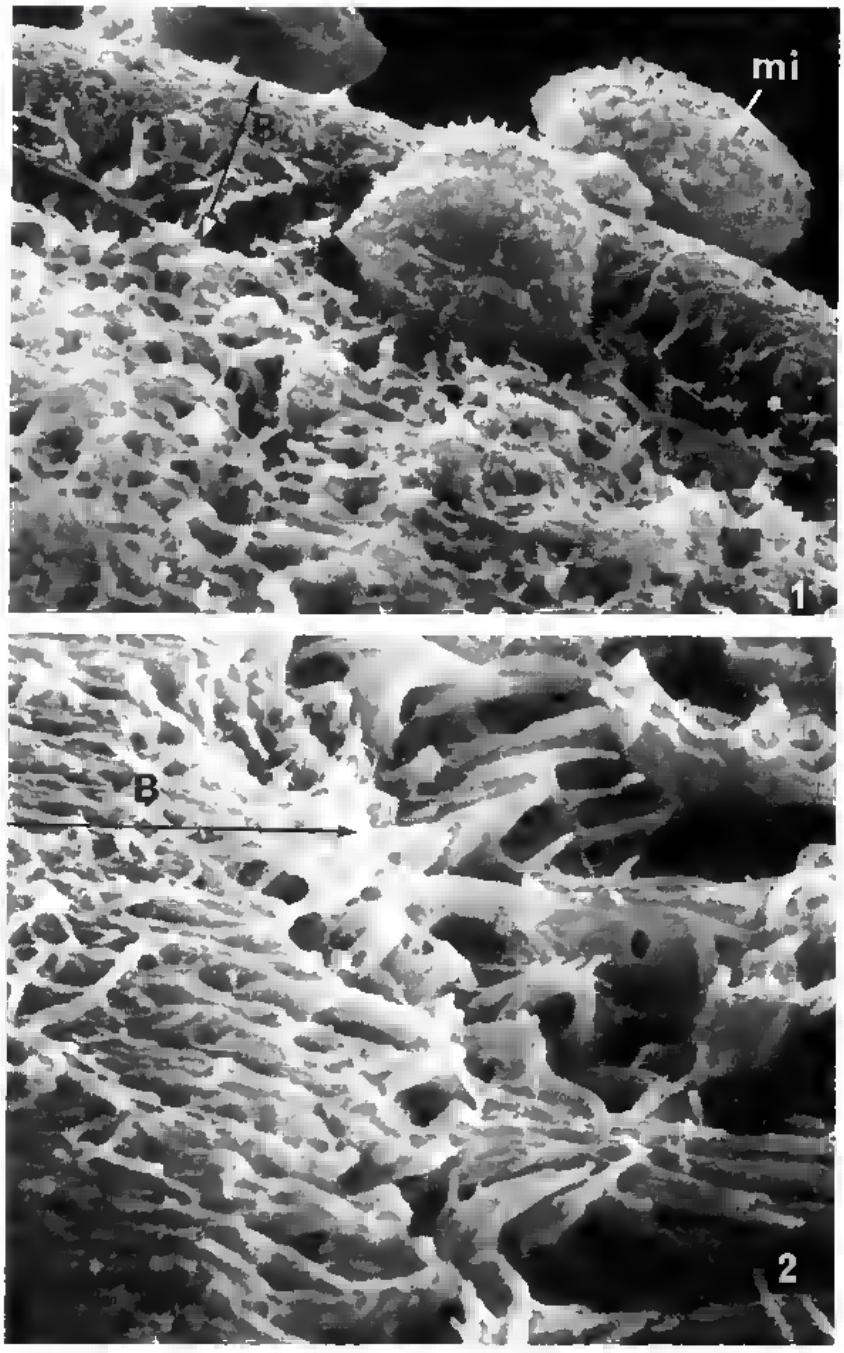
— une endospore, *en*, de 0,5 à 1 μ d'épaisseur, cellulosique, au contact du protoplasme;

— une exospore, *ex*, épaisse de 10 à 12 μ, qui se subdivise en trois feuillets bien séparés : l'interne, *c*, fin, continu et étroitement accolé à l'endospore, le médian, *b*, lamellaire et l'externe, *a*, réticulé;

— une périspore épaisse (45 μ), *p*, à contour externe irrégulier et hérissé de multiples spicules (flèches simples, Pl. 2, fig. 2, 3).

Ces trois couches présentent une disposition et une épaisseur constantes sauf au niveau des bourrelets trilètes et sub-équatorial. Les bourrelets tri-

Source : MNHN, Paris



Pl. 3. — Microscopie électronique à balayage : **1**, Profil du bourrelet, **B**, subéquatorial, *mi*, microspores (× 1 100); **2**, Surface d'un bourrelet, **B**, trilète (× 2 100).

Source : MNHN, Paris

lètes se forment par la surrection du seul feuillet externe, *a*, de l'exospore (Pl. 2, fig. 2); les feuillets médian, désorganisé à ce niveau, et interne ne participent pas à la genèse de l'ornementation. L'endospore, *en*, est épaissie immédiatement sous le pointement exosporal; la périspore ne subit pas de modification importante.

Le bourrelet sub-équatorial constitue un relief net à la surface de la spore; il est dû également au pointement du seul feuillet externe, *a* (Pl. 2, fig. 3). Là aussi, on observe une désorganisation du feuillet médian, *b*, alors que le feuillet interne, *c*, ne présente pas de transformation notable. Ce bourrelet se distingue des précédents par la surrection moindre de l'exospore et, surtout, par l'important épaississement de la périspore.

Ces deux types de bourrelets s'apparentent par la présence d'une fissure mais se distinguent par l'orientation différente de cette dernière. Rigoureusement radiale et rectiligne dans les bourrelets trilètes, elle traverse presque toute la périspore, ne s'interrompant qu'à quelques microns de la surface (Pl. 2, fig. 2, flèche double). Par contre, dans le bourrelet sub-équatorial, d'abord radial, son tracé s'infléchit brusquement à mi-hauteur de la périspore vers l'un des flancs de l'ornementation (Pl. 2, fig. 3, flèche double). Ces fissures rendent possible, lors de la « germination », la mise à nu de l'exospore au pôle proximal. En cette seule zone, en effet, lors du gonflement dû à la réhydratation, la périspore est éliminée sous forme de trois fragments réguliers, topographiquement délimités par les bourrelets trilètes et sub-équatorial.

2. LOCALISATION DE LA SILICE

La méthode utilisée fut celle de la microanalyse par sonde électronique. Elle présente deux avantages :

— une diagnose sûre des éléments minéraux présents dans les tissus;

— une localisation précise et extrêmement fine dans des volumes réduits de l'ordre du micron-cube.

La présence éventuelle d'éléments minéraux fut recherchée :

1) à la surface de spores entières donc sur la face externe de la périspore. De l'analyse qualitative effectuée, il ressort que seul le silicium est présent à ce niveau; sur la courbe enregistrée, un pic extrêmement net traduit ce fait (fig. 1, A),

2) à partir de fragments de périspore permettant l'analyse des parties internes. Comme précédemment, la réponse n'est positive que pour le seul silicium (fig. 1, B);

3) sur des coupes semi-fines pour déterminer la distribution minérale dans les différentes enveloppes sporales. Aucun élément autre que le silicium n'a été détecté. Pour ce minéral, la réponse est maximale dans la périspore (fig. 1, C), moindre dans l'exospore (fig. 1, D), nulle dans l'endospore. Dans l'exospore, la répartition est hétérogène; seule la zone externe de cette couche en est pourvue.

Source : MNHN, Paris

A la faveur de ces coupes semi-fines, le protoplasme fut prospecté; les éléments minéraux ne s'y rencontrent jamais en densité suffisante pour permettre leur détection.

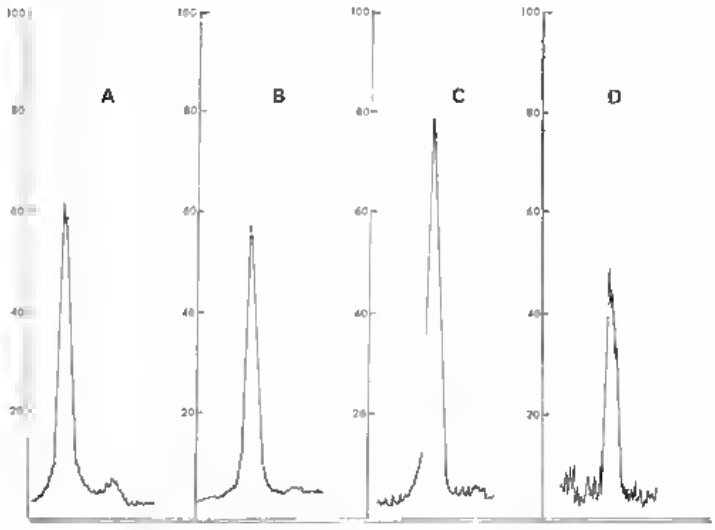


Fig. 1. — Recherche du Silicium à l'aide du microanalyseur à sonde électronique : **A**, Surface externe de la périspore (sensibilité de l'appareil : 100 de l'échelle correspondent à 3 000 chocs par seconde); **B**, Face interne de la périspore (sensibilité de l'appareil : 100 de l'échelle correspondent à 3 000 chocs par seconde); **C**, Coupe semi-fine; faisceau d'électrons concentré sur la seule périspore (sensibilité de l'appareil : 100 de l'échelle correspondent à 1 000 chocs par seconde); **D**, Coupe semi-fine; faisceau d'électrons concentré sur la zone périphérique de l'exospore (sensibilité de l'appareil : 100 de l'échelle correspondent à 100 chocs par seconde).

3. ULTRASTRUCTURE DES ENVELOPPES SPORALES

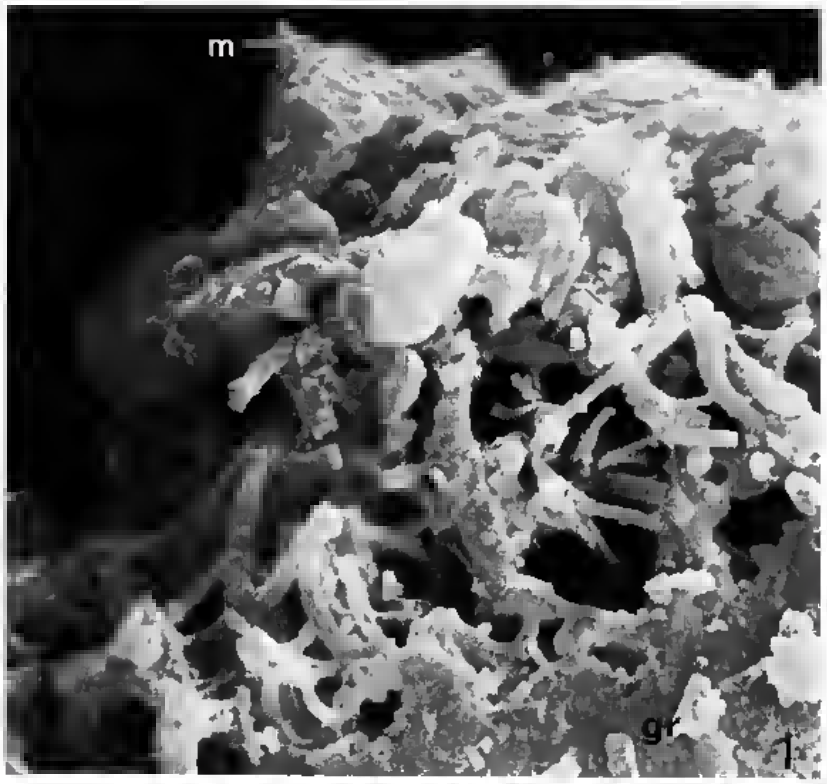
Les examens en microscopie électronique à balayage ont porté sur les faces externe et interne de la périspore d'une part, sur la surface de l'exospore d'autre part.

La face externe de la périspore (Pl. 1, fig. 1) est agrémentée de nombreux mamelons sauf au niveau des bourrelets trilètes et sub-équatorial. Disposés sans ordre préférentiel, ils sont hérissés de spicules plus ou moins longs, enchevêtrés et parfois soudés à ceux des mamelons voisins (Pl. 1, fig. 2). Ces spicules, d'aspect torsadé (Pl. 1, fig. 3), rayonnent à partir du mamelon dont la partie centrale est plus compacte. En section, en microscopie photonique, le mamelon se révèle être un épaississement localisé de la périspore; l'aspect échinulé de cette dernière reste très superficiel (Pl. 2, fig. 3).

Chaque bourrelet comporte (Pl. 3) :

— une zone médiane relativement compacte où les spicules, denses et plus ou moins soudés, présentent une orientation constante, perpendiculaire à l'axe d'allongement du bourrelet;

Source : MNHN, Paris



Pl. 4. — Microscopie électronique à balayage : **1,** Cassure de la périspore entre deux mamelons Raccord entre les spicules superficiels et la zone granuleuse interne, *gr.m,* pointe d'un mamelon (× 5 250); **2,** Vue interne de la périspore au niveau de la fente trilète (flèches) (× 210); **3,** Détail du cliché précédent montrant l'aspect granulaire de la face interne de la périspore (× 5 250).

Source : MNHN, Paris

— deux zones latérales, les flancs, constituées de spicules moins nombreux, donc plus lâches, à orientation moins bien définie; elles assurent la transition entre l'organisation régulière de la zone médiane du bourrelet et celle échinulée du reste de la paroi.

La face interne de la périspore (Pl. 4, fig. 2) apparaît, à faible grossissement, plus homogène que la face externe. A plus forte résolution (Pl. 4, fig. 3), elle montre une texture finement granulaire, composée d'éléments de 0,1 à 0,2 μ. La continuité existant entre la partie profonde granulaire, *gr*, et les spicules de la partie superficielle devient manifeste à la faveur d'une cassure de la périspore (Pl. 4, fig. 1).

Cette couche siliceuse n'est que faiblement liée à l'exospore (Pl. 5, fig. 1), particularité permettant de l'éliminer avec une relative facilité et, partant, d'observer la surface de l'exospore. Cette dernière (Pl. 5, fig. 2) présente, entre les bourrelets, une structure alvéolaire due à l'existence de nombreuses perforations de diamètre variable (de 0,2 à 2 μ). Par contre, au niveau des bourrelets, cette structure disparaît et une autre plus homogène et continue s'y substitue. La surface paraît alors striée dans le sens d'allongement du bourrelet (Pl. 5, fig. 3).

De nombreux granules blanchâtres, correspondant vraisemblablement à de la silice, se rencontrent sur et dans la paroi (Pl. 5, fig. 2, flèches).

Les études en microscopie électronique par transmission ont porté principalement sur des coupes d'exospore. Chez cette dernière, les clichés confirment l'existence des trois feuillets *a*, *b*, *c* (Pl. 6). En dehors des bourrelets, ils sont superposés et d'épaisseur inégale. Le plus profond (*c*, 0,5 à 0,7 μ), étroitement accolé à l'endospore et continu, est formé par une, plus rarement deux, lames (Pl. 7, fig. 2). Il est relié de place en place au feuillet médian. Les deux feuillets, médian (*b*, 4 μ) et externe (*a*, 6 μ), sont constitués de lames plus ou moins longues et anastomosées qui, dans l'espace, édifient un réseau lâche (Pl. 6). Ils diffèrent toutefois par :

— l'orientation des lames exiniques, plus nettement parallèles et plus proches les unes des autres dans le feuillet médian que dans le feuillet externe;

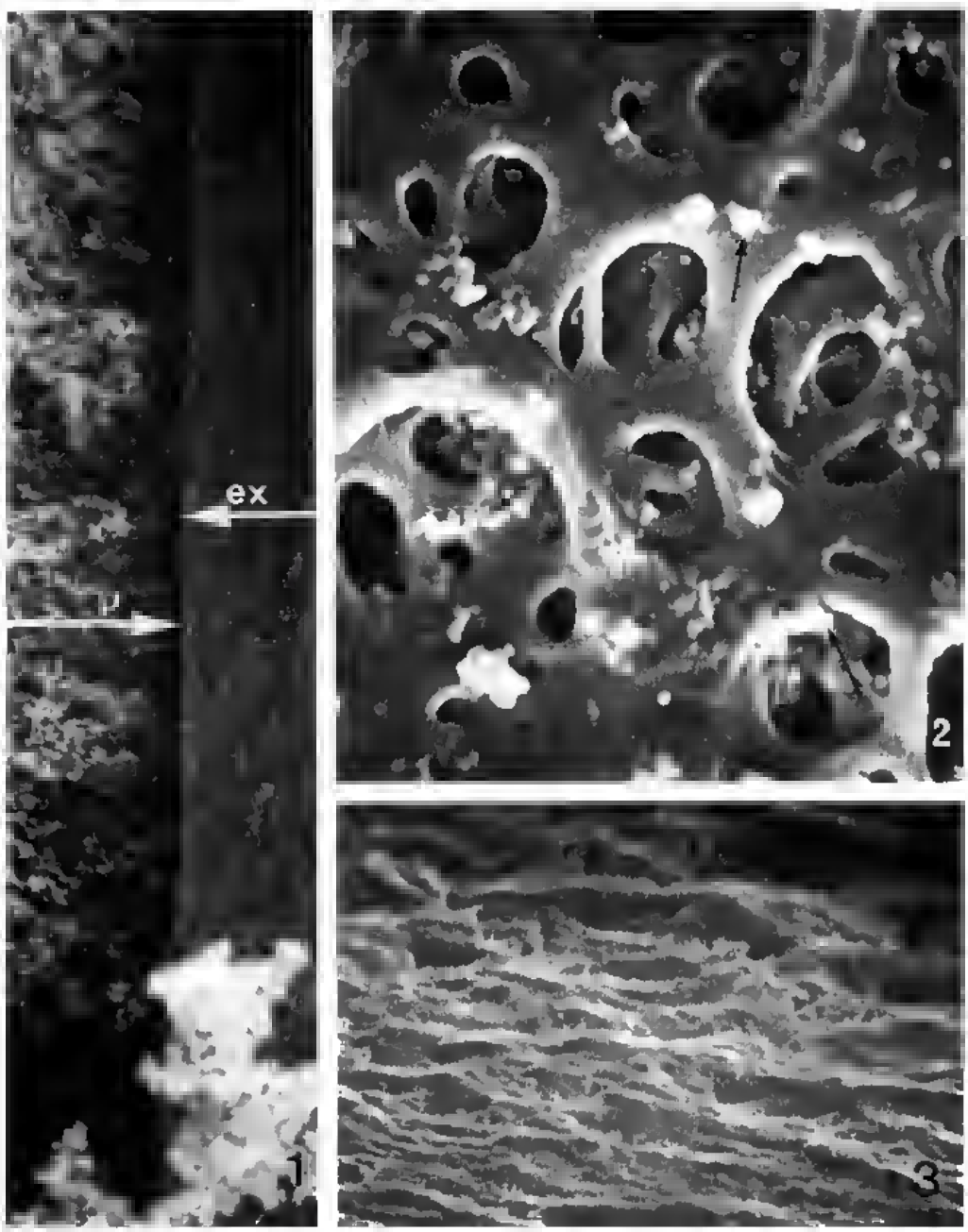
— des anastomoses plus nombreuses entre les lames au sein du feuillet externe;

— la présence, dans le feuillet externe, de granulations opaques aux électrons (*Si*, Pl. 7, fig. 1) qui s'identifient aux formations minérales de la périspore. Il s'agit donc de granules siliceux. Leur présence explique la réponse positive obtenue à ce niveau lors des analyses par microsonde électronique.

4. NATURE CHIMIQUE DE LA SILICE

La nature chimique de l'incrustation siliceuse fut déterminée par spectrographie d'absorption aux infrarouges. Le principe de cette méthode consiste à soumettre l'échantillon à un faisceau de radiations infrarouges. Le produit étudié absorbe sélectivement certaines d'entre elles; les bandes

Source : MNHN, Paris



Pl. 5. — Microscopie électronique à balayage : **1**, Décollement de la périspore, *p*, mettant à nu l'exospore, *ex* (× 3 000); **2**, Organisation alvéolaire de la zone externe de l'exospore entre les bourrelets. Les granules blanchâtres (flèches) sont des granules de silice (× 11 500); **3**, Surface du pointement exosporal au niveau d'une marque trilète, après élimination de la périspore. On ne retrouve pas l'aspect alvéolaire de l'exospore (× 11 000).

Source : MNHN, Paris

d'absorption alors enregistrées permettent la caractérisation de la forme chimique de l'échantillon.

Les périspores de mégaspores mûres furent prélevées puis, sans aucun traitement préalable, broyées. La poudre résultante fut dispersée dans du bromure de potassium; ce mélange servit à la confection sous pression de micropastilles dont l'analyse fut effectuée avec un spectromètre infrarouge enregistreur Perkin-Elmer.

Enregistrée pour des radiations dont les fréquences s'échelonnent entre 1 400 et 400 cm_{-1}, la courbe d'absorption (Fig. 2) présente :

— deux pics très forts situés respectivement à 1 090 cm_{-1} pour le premier et 465 cm_{-1} pour le second;

— un pic encore nettement dessiné vers 790-800 cm_{-1};

— deux bandes plus ou moins larges, centrées approximativement sur 1 180-1190 cm_{-1} pour l'une et sur 950 cm_{-1} pour l'autre.

La comparaison de cet enregistrement avec les spectres obtenus par HACCURIA et reproduits par LECOMTE (Fig. 3), relatifs à différentes formes de silice réduite à l'état de poudre, et avec celui établi par KELLER et PICKETT pour la diatomite, forme d'opale (Fig. 4), conduit aux remarques suivantes.

Toutes les courbes présentent deux pics centrés sur 1 090 et 790-800 cm_{-1}; ces zones d'absorption plus ou moins fortes, dans tous les cas bien dessinées, ne permettent pas d'établir de discrimination entre les formes cristallines et amorphe. Ce fait contredit l'assertion de YOSHIDA, OHNISHI et KITAGISHI selon laquelle « ces deux bandes sont sans aucun doute dues à la liaison Si-O dans la silice amorphe » (1959).

A côté de ces analogies, on relève des différences nettes. L'absence de bandes à 690 et 520 cm_{-1} interdit d'assimiler cette poudre à du quartz; de même, les manques d'absorption à 1 250 et 560 cm_{-1} d'une part, et à 610 cm_{-1} d'autre part, s'opposent à ce qu'il s'agisse de tridymite ou de cristobalite. Par rapport à celui de l'opale pris pour référence, le spectre de la périspore d'*Isoetes* montre, outre les deux pics à 1 090 et 800 cm_{-1}, une bande à 950 cm_{-1}; il ne révèle par contre pas d'absorption pour les radiations de fréquences égales à 1 460, 1 350 et 720 cm_{-1}.

Enfin, le rapprochement de cette courbe avec celle de la silice amorphe (Fig. 3) fait ressortir une concordance totale; nous en avons conclu que la périspore de la mégaspore de l'*Isoetes setacea* est une carapace de silice à l'état de gel.

La documentation relative à la nature de la silice chez les végétaux en exprimant beaucoup, telles les Graminées, est peu abondante. Elle se raréfie encore pour les plantes qui en sont pauvres, telles les Ptéridophytes; la faible importance pondérale du minéral, le plus souvent combiné à des composés organiques, gêne les recherches sur ce sujet. Chez l'isoète, la teneur est très faible par rapport à la plante entière mais forte si on considère la mégaspore chez qui, à maturité, la silice constitue toute la périspore et s'y trouve à l'état à peu près pur. Les deux caractères, localisation topographique précise favorisant l'extraction et pureté du produit sont des atouts précieux pour mener à bien une telle étude.

Source : MNHN, Paris

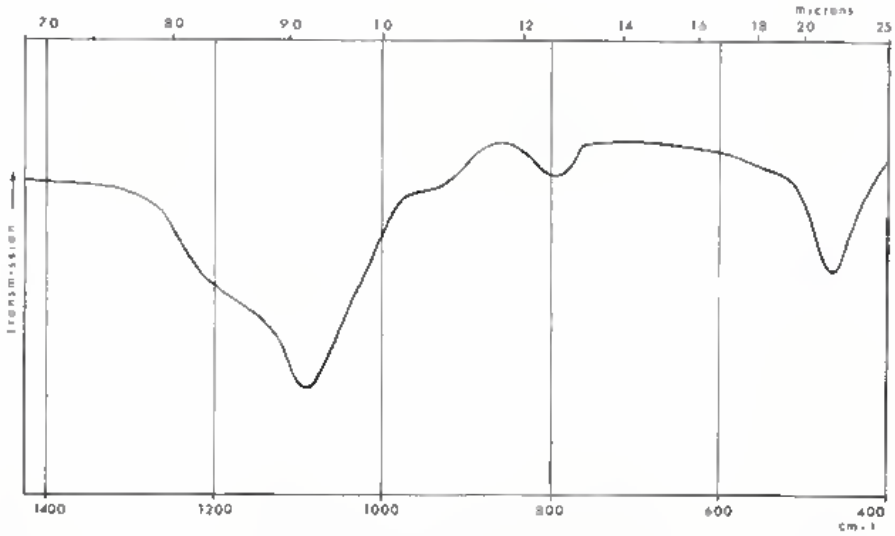


Fig. 2. — Spectre d'absorption des radiations infrarouges par la silice de la paroi périsporale.

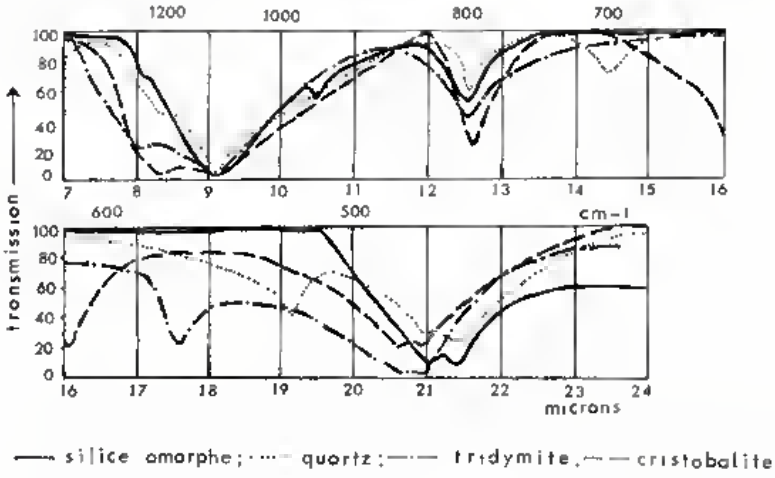


Fig. 3. — Spectres infrarouges de différentes formes de la silice (à l'état de poudre) (d'après M. Haccuria et repris dans Encyclopedia of Physics, 1958).

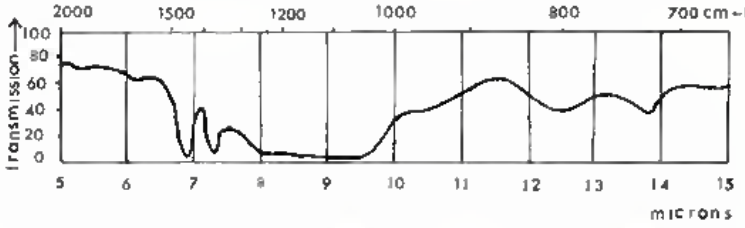


Fig. 4. — Spectre infrarouge de la diatomite (d'après Keller W.D. et Pickett E.E., 1949).

Source : MNHN, Paris

On est frappé par les conclusions divergentes sur la nature de la silice dans un même matériel. Par exemple, chez le riz, la silice serait à l'état d'opale selon LANNING (1963) alors que YOSHIDA, ONISHI et KITAGISHI (1959) précisent qu'elle serait sous forme d'un gel amorphe. Ces derniers auteurs estiment que la distinction entre opale et gel de silice ne peut être faite que grâce à la solubilité plus forte de la seconde forme. Il nous paraît qu'il est possible de trancher par comparaison des courbes d'absorption aux infrarouges. De telles conclusions divergentes ne pourraient-elles pas trouver une explication dans les traitements subis par le matériel préalablement à l'analyse?

LANNING, à qui l'on doit de nombreux travaux sur le sujet, préconise l'incinération à température élevée (700 à 900° C) des échantillons avant de les pulvériser et de les laver par une solution chlorhydrique. Selon nous, un tel traitement est susceptible, dans certains cas, de modifier la nature de la silice. FRONDEL (1962) n'a-t-il pas prouvé qu'à basses températures de l'ordre de 400 °C, en présence d'eau alcaline ou simplement de vapeur d'eau, la silice amorphe pouvait cristalliser en quartz? On sait que la présence de minéralisateurs constitue un facteur essentiel d'accélération de la cristallisation; ainsi, la silice qui est amorphe dans les cendres d'avoine obtenues après calcination entre 450 et 500 °C, se transforme « en un mélange de tridymite et de cristobalite » si la température d'incinération est portée à 1 100 °C (JONES et MILNE, 1963). En l'absence de minéralisateur, une telle transformation nécessite des températures de l'ordre de 1 470 °C pour l'obtention de tridymite et de 1 730 °C pour celle de cristobalite. On voit donc l'importance considérable possible de substances minéralisatrices lors de l'incinération du matériel et les risques éventuels de conclusions erronées. L'existence de quartz signalée par LANNING chez le papyrus, le fraisier, le framboisier, le caféier et d'autres plantes n'est-elle pas directement imputable à la technique de préparation des végétaux?

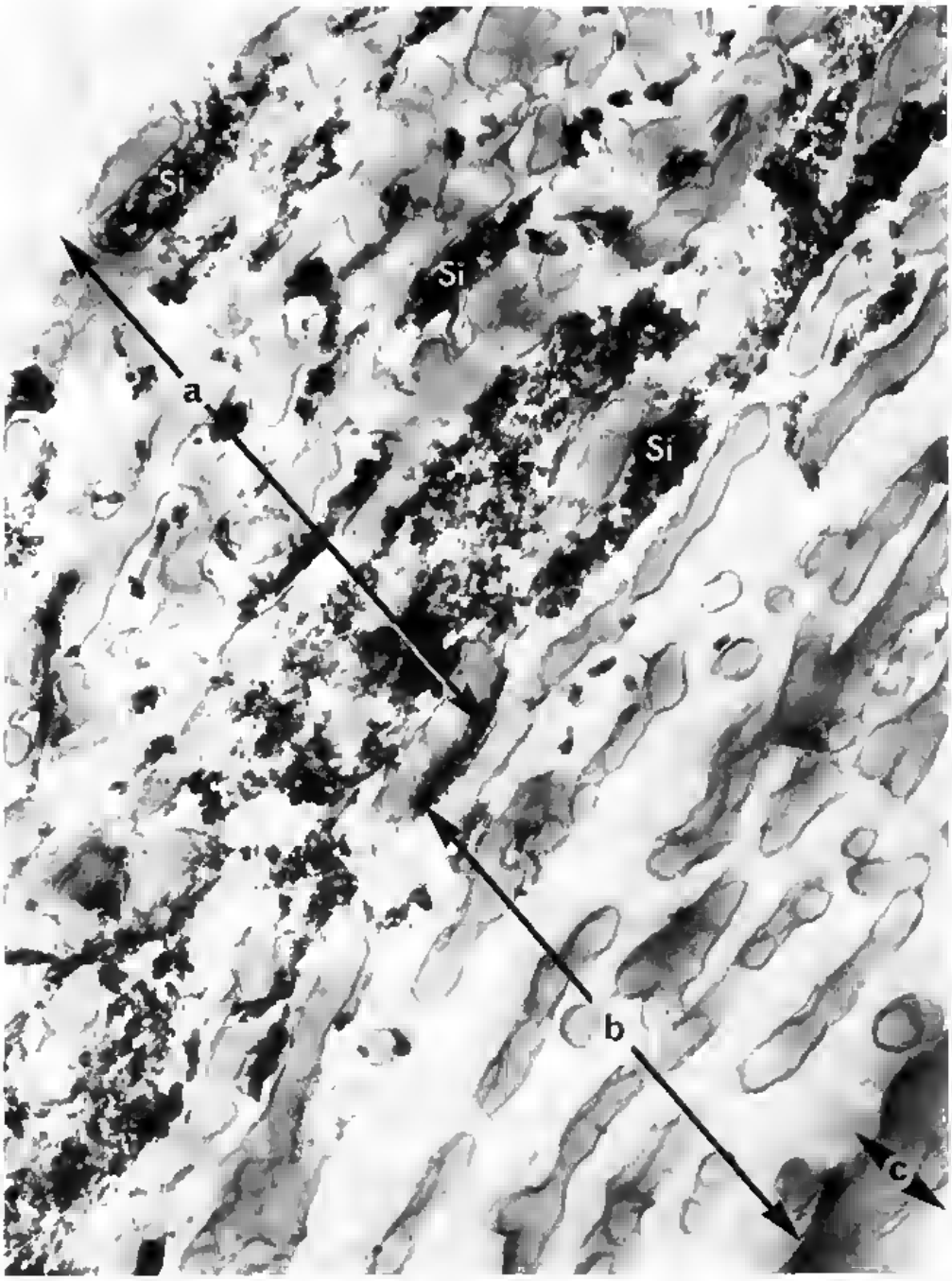
Toutefois, l'incinération à température voisine de 1 000 °C n'engendre pas systématiquement des modifications; c'est le cas de plantes dont le taux de substances minéralisatrices serait trop faible pour intervenir. LAROCHE (1968) montra que les prêles appartenaient à ce dernier groupe.

Dans nos recherches sur la silice contenue dans la périspore de mégaspore d'isoète, nous n'avons pas eu recours à des traitements thermiques ou chimiques; nos analyses ont révélé que la silice y est à l'état de gel.

DISCUSSION - CONCLUSION

Parmi les Lycopodinées actuelles, seuls les deux genres *Selaginella* et *Isoetes* sont hétérosporés. Leurs mégaspores sont volumineuses et, en leur sein, se différencient des gamétophytes femelles sur lesquels de jeunes sporophytes seront initiés. A maturité, ces spores sont très différentes : à l'état unicellulaire caractérisant l'*Isoetes* s'oppose une organisation pluricellulaire chez le *Selaginella*. Par contre, elles ont en commun une forte accumulation de substances de réserve et une absence totale de chloro-

Source : MNHN, Paris



Pl. 6. — Microscopie électronique par transmission : Coupe de la totalité de l'exospore : *a*, feuillet externe réticulé; *b*, feuillet médian, à structure plus lâche; *c*, feuillet interne formant une couche homogène et continue. La silice, *Si*, se rencontre uniquement dans les mailles du réseau forme par le feuillet externe, *a* (× 15 000).

Source : MNHN, Paris

plastes. Certains auteurs virent dans ces réserves un ensemble de lipides, glucides (grains d'amidon) et protides (CAMPBELL, 1905), alors que d'autres n'y trouvèrent que de l'huile et de l'amidon (LA MOTTE, 1933). Ce sont les analyses chimiques de SOSA-BOURDOUIL (1940), sur *Isoetes Hystrix*, qui permirent de trancher : les réserves ne sont constituées que de lipides et de protides.

Les réserves lipidiques sont, dans les deux genres, des glycérides neutres non saturés (SOSA-BOURDOUIL, 1940; ROBERT, 1971). Par contre, celles de nature protidique diffèrent : par leur morphologie hétérogène et leurs caractères chimiques, elles s'apparentent, chez la sélaginelle à des grains d'aleurone (ROBERT, 1971) tandis que l'homogénéité de leur structure et l'absence de phytine particularisent celles des isoètes (la phytine étant mise en évidence par la métachromasie des colorants bleus d'aniline et par la présence des éléments minéraux Ca, P, Mg).

Il est classiquement admis que la paroi mégasporale des *Isoetes* consiste en une endospore, une enveloppe sporopollénique et une périspore.

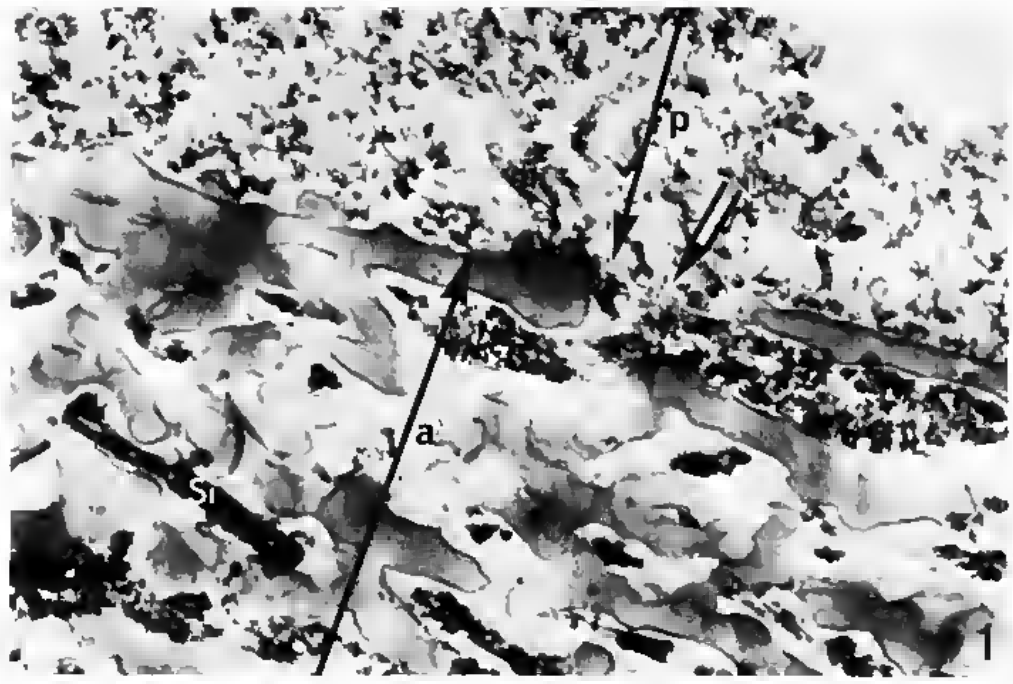
L'endospore est toujours cellulosique et, contrairement à celle des sélaginelles (KEMPF, 1970; ROBERT, 1971) n'apparaît jamais stratifiée en microscopie électronique.

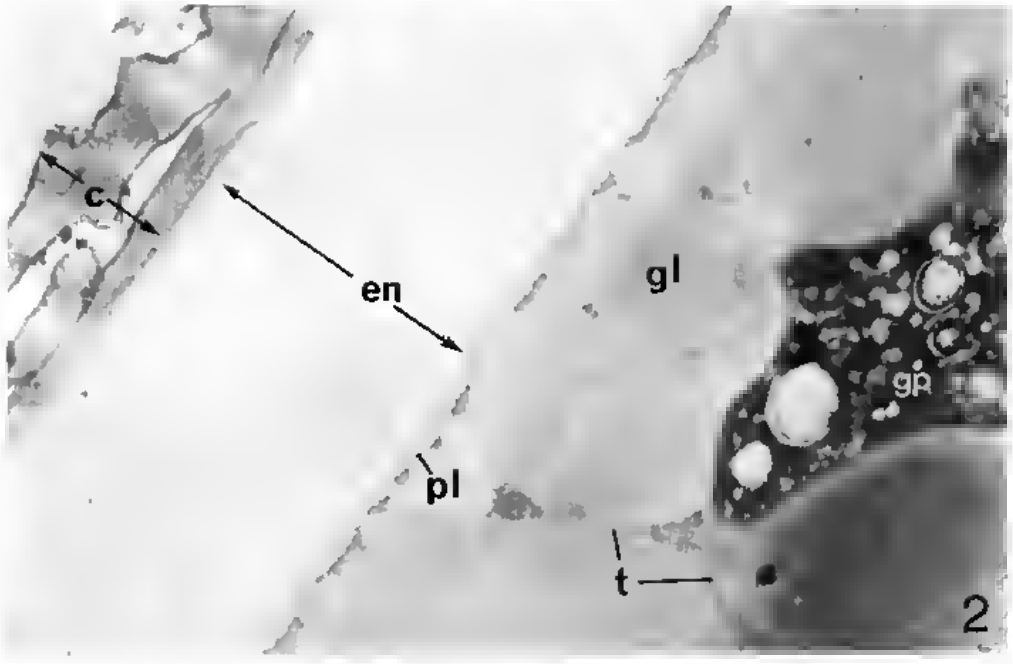
L'organisation de la paroi sporopollénique chez l'*Isoetes setacea* est lamellaire et les éléments constitutifs tissent un réseau. Cette structure rappelle tout à fait celle décrite par PETTITT (1971) chez l'*Isoetes englemanii*. Il serait toutefois intéressant de savoir si cette organisation se retrouve chez toutes les espèces du genre. De toutes façons, ce type structural, faisant totalement défaut tant chez les Filicinées isosporées (LUGARDON, 1972) que chez les microspores de Lycopodinées, semble constituer un caractère spécifique des seules mégaspores de Lycopodinées. En effet, bien que le réseau y soit quelque peu différent, l'organisation lamellaire décrite chez les sélaginelles (AEZELIUS et Coll., 1954; STAINIER, 1967; SIEVERS et BÜCHEN, 1970) s'identifie à celle des isoètes.

La paroi sporopollénique des mégaspores des isoètes est complexe; les descriptions s'y rapportant laissent apparaître certaines divergences. Alors que TSCHISTIAKOEE (1873) distingue « un exosporium à 5 couches de caractères différents », FITTING (1900) n'y reconnaît qu'une exospore à trois feuillets et une mésospore fine. Chez l'*Isoetes setacea*, nos observations conduisent à n'admettre que trois feuillets. Le plus interne, continu, correspondant vraisemblablement à la mésospore de FITTING, ne peut pas, selon nous, être dissocié de l'exospore en raison de leur identité parfaite de constitution et des liens étroits qui les unissent. De même, chez *Isoetes englemanni*, PETTITT ne fait pas mention d'une mésospore. Comme chez l'*Isoetes setacea*, cet auteur ne distingue qu'une unique couche exosporale. Toutefois, il met l'accent sur les variations rencontrées au sein de la famille (PETTITT, 1966) : par exemple, l'exospore de certaines espèces est épaisse et stratifiée, alors qu'elle est fine et apparemment homogène chez d'autres.

La périspore fut d'abord décrite comme une couche externe calcaire. Avec TSCHISTIAKOFF (1873), « l'épisporium est entièrement incrusté de silice, comme s'il était formé de silice pure; j'ai pu en faire l'analyse quali-

Source : MNHN, Paris





Pl. 7. — Microscopie électronique par transmission : 1, Coupe au niveau de la jonction de la périspore siliceuse, *p*, et du feuillet externe de l'exospore, *a*. Noter (flèche) les discontinuités de la surface exosporale (cf. Pl. 5, 2). Les granules siliceux, *Si*, ont le même contraste que la périspore (× 20 000); 2, L'endospore, *en*, sépare le feuillet interne de l'exospore, *c*, du plasmalemme, *pl*. Au sein du cytoplasme, les granules protéiques, *gp*, et les gouttelettes lipidiques, *gl*, occupent les mailles d'un réseau dessiné par de fins tractus cytoplasmiques, *t* (× 13 500).

Source : MNHN, Paris

tative et je suis persuadé que c'est de la vraie silice » (p. 207). FITTING (1900) confirma sa nature siliceuse. Par des méthodes de microincinération et de dissolution sélective, il montra que l'élément minéral se retrouve aussi dans la partie externe de l'exospore.

Plus tard, les auteurs intéressés par l'organisation de la paroi mégasporale d'*Isoetes*, tels ERDTMAN, PETTITT, admirent cette nature siliceuse. Toutefois, ils ne mentionnèrent plus la minéralisation du feuillet externe de l'exospore et, partant, laissèrent planer un doute sur son existence. Par la conjonction de méthodes d'observations ultrastructurales et de microanalyses, nous sommes à même d'affirmer que la silice est distribuée entre la périspore qu'elle constitue entièrement, et la zone externe de l'exospore qu'elle imprègne.

Bien que la silice soit présente dans d'autres périspores (*Selaginella galeotti*, KEMPF, 1970), elle n'y atteint jamais une importance et un degré de pureté comparables. Les mégaspores d'*Isoetes* revêtent une valeur d'exception chez les Ptéridophytes.

Le dépôt d'une couche minérale aussi épaisse pose un problème de morphogenèse car dans cette périspore, contrairement à ce que suggérait FITTING, les méthodes modernes de détection n'ont jamais permis de déceler un support organique. Son ornementation qui n'intéresse que la partie superficielle, est constante et spécifique, d'où son importance toujours reconnue à des fins systématiques. La régularité parfaite du dépôt minéral, la constance des ornementations auxquelles il donne naissance, nécessitent une activité organisatrice de la matière vivante. Quels mécanismes peuvent y être impliqués?

S'agit-il d'une sorte de jaillissement en des points privilégiés, régulièrement distribués sur l'exospore, mécanisme qui s'apparenterait alors à celui observé sur la tige de l'*Equisetum* (LAROCHE, 1969)? Selon nous, dans le cas de la mégaspore de l'*Isoetes setacea*, cette hypothèse est en contradiction avec les faits : les observations au microscope électronique à balayage montrent qu'en aucun cas, hormis celui des bourrelets, la périspore ne peut être considérée comme l'image amplifiée de l'exospore. Cette conclusion infirme celle émise par FITTING et PETTITT selon laquelle la configuration de la périspore serait étroitement liée à celle de l'exospore.

Doit-on, avec TSCHISTIAKOFF, admettre que la périspore résulterait de la transformation de la paroi spéciale entourant chacune des tétraspores jeunes?

Ou bien, la paroi spéciale joue-t-elle un rôle de moule commandant à l'ornementation? Ce rôle serait alors assimilable à celui de la paroi callosique des microspores de certaines espèces de sélaginelles (ROBERT, 1971), aux parois polysaccharidiques d'autres Ptéridophytes (PETTITT, 1971) ou même à la primexine des pollens des Phanérogames (HESLOP-HARRISON, 1963; ECHLIN et GODWIN, 1969).

La réponse à cette question ne peut être donnée au stade de la spore mûre, et seules les recherches en cours, ayant pour thème l'ontogenèse des enveloppes, permettront d'apporter les précisions faisant encore défaut.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

AFZELIUS, B. M., ERDTMAN, G. et SJÖSTRAND, F. S. — On the fine structure of the spore wall of *Lycopodium clavatum* as revealed by the electron microscope. Svensk Bot. Tidskr. **48** : 155-161 (1954).

CAMPBELL, D. H. — The structure and development of mosses and ferns. New-York (1905).

ECHLIN, P. and GODWIN, H. — The ultrastructure and ontogeny of the pollen in *Helleborus foetidus* L. **III** : The formation of the pollen grain wall. J. Cell Sci. **5** : 459-477 (1969).

ERDTMAN, G. — Pollen and spore morphology Plant taxonomy. Vol. **II** : Gymnospermae, Pteridophyta, Bryophyta. Uppsala (1957).

ERDTMAN, G. et BORSA, P. — *Idem.* Vol. IV : Pteridophyta. Uppsala (1971).

FITTING, H. — Bau und Entwicklunggeschichte der Makrosporen von *Isoetes* und *Selaginella* und ihre Bedeutung für die Kenntis des Wachstums pflanzlicher Zellmembranen. Bot. Z. **58** : 107-165 (1900).

FRONDEL, C. — The system of mineralogy. **III** : Silica minerals. John Wiley and Sons Inc. New-York. 7e éd. (1962).

HESLOP-HARRISON, J. — Ultrastructural aspects of differentiation in sporogenous tissue. 17th Symp, Soc. Exp. Biol. : 315-340 (1963).

HIDEUX, M. — Apport du microscope électronique à balayage à l'étude structurale de l'exine et des apertures de quelques Saxifragacées ligneuses. Pollen et Spores. **14** : 25-50 (1972).

JONES, L. H. P. and MILNE, A. A. — Studies of silica in the oat plants. **1** : Chemical and physical properties of the silica. Plant and soil Netherl. **18** (2) : 207-220 (1963).

KELLER, W. D. and PICKETT, E. E. — Absorption of infrared radiations. Amer. mineral. **34** : 855-868 (1949).

KEMPF, E. K. — Electrononenmikroskopie der Sporodermis von Megasporen der Gattung *Selaginella* (Pteridophyta). Rev. Palaeobotan. Palynol. **10** : 99-116 (1970).

LA MOTTE, C. — Morphology of the megagametophyte and the embryo sporophyte of *Isoetes lithophila*. Amer. J. Bot. 20 (4) : 217-233 (1933).

LANNING, F. C. — Silicon in rice. J. Agric. food chem. U.S.A. **11** (5) : 435-437 (1963).

LAROCHE, J. — Contribution à l'étude de l'*Equisetum arvense*. **III** : Recherches sur la nature et la localisation de la silice chez le sporophyte. Rev. Gén. Bot. **75** : 65-115 (1968).

— État de la silice sur et dans la membrane épidermique des organes aériens stériles d'*Equisetum arvense* L. Rev. Gén. Bot. **76** : 483-489 (1969).

LECOMTE, J. — Spectroscopie dans l'infrarouge in Handbuch der Physik. Encyclopedia of Physics. Band XXVI, Vol. XXVI, Springer-Verlag. Berlin (1958).

LUGARDON. B, — La structure fine de l'exospore et de la périspore des Filicinées isosporées. **1** : Généralités. Eusporangiées et Osmundales. Pollen et Spores **14** : 227-261 (1972).

PETTITT, J. M. — Exine structure in some fossil and recent spores and pollen as revealed by light and electron microscopy. Bull. Brit. Mus. Hist. Geol. **13** : 223-257 (1966).

— Some ultrastructural aspects of sporoderm formation in Pteridophytes, in ERDTMAN, G. et SORSA, P., Pollen and spore morphology **4** : 227-251 (1971).

PFEIFFER, N. E. — Monograph of the Isoetaceae. Ann. Miss. Bot. Gard., **9** (2) : 79-232 (1922).

ROBERT, D. — Le gaméophytte femelle de *Selaginella kraussiana*. I : Organisation générale de la mégaspore. Le diaphragme et l'endospore. Les réserves. Rev. Cytol. Biol. végé. **34** : 93-164 (1971).

— Étude, en microscopie électronique, des modalités d'édification des parois microsporales chez le *Selaginella selaginoides* L. Mise en place du feuillet externe. C. R. Acad. Sc. Paris **273** : 332-335 (1971).

ROLAND, F. — Étude de l'ultrastructure des apertures. III : Compléments fournis par le microscope électronique à balayage. Pollen et Spores **11** : 475-498 (1969).

Source : MNHN, Paris

SIEVERS, A. et BUCHEN, B. — Über den Feinbau der wachsenden Megaspore von *Selaginella*. Protoplasma **71** : 267-279 (1970).

SOSA-BOURDOUIL, C. — Sur la signification des différences entre macrospores et microspores de *Selaginella* et d'*Isoetes*. Bull. Soc. Bot. Fr. **87** : 75-79 (1940).

STAINIER, F. — Morphological study of the walls of the mega- and micro-spores of *Selaginella myosurus* (Sw.) Alston. Rev. Palaeobotan. Palynol. **3** : 47-50 (1967).

TSCHISTIAKOFF, J. — Notice préliminaire sur l'histoire du développement des sporanges et des spores de l'*Isoetes durieui*. Bory. N. Giorn. Bot. Ital. **5** : 207-212 (1873).

YOSHIDA, S., OHNISHI, Y. and KITAGISHI, K. — The chemical nature of silicon in rice plant. Soil and plant food. Tokyo **5** : 23-27 (1959).

D.R., F.R.H., J.D., J.L. : Laboratoire de Botanique. Université Paris VI. 12, rue Cuvier 75005 PARIS.
F.R.H. : Laboratoire de Palynologie, E.P.H.E., 61, rue Buffon, 75005 PARIS.
P.F., L.D. : Laboratoire de Cinétique chimique. Université Paris VI, 1, rue Guy-de-La-Brosse 75005 PARIS.

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, sér. 2, 13 (3) : 333-340, 1973.

NOUVEAUTÉS POUR LA FLORE INDOCHINOISE

par A.J.G.H. KOSTERMANS

RÉSUMÉ : Les nouveautés pour la flore indochinoise recensées dans cet article comprennent 4 espèces entièrement nouvelles dont une Guttifère et trois Lauracées. Le reste est une mise au point de nomenclature et de synonymie pour des espèces nouvellement récoltées en Indochine ou déjà connues.

SUMMARY: In this paper 4 new species from Indo-China are described, one of the Guttiferae and the others of the Lauraceae. A few new records from Indo-China or new names with correct nomenclature and synonymy are reported.

A l'occasion d'un récent séjour dans divers Herbiers d'Europe (1971-1973) j'ai pu examiner une grande quantité de spécimens de diverses familles et plus particulièrement de Lauracées. Il en est résulté des mises au point ou des descriptions d'espèces nouvelles dont certaines intéressent la flore indochinoise.

J'ai pensé que la publication de ces nouveautés apporterait une contribution utile aux travaux de révision taxonomique de cette flore actuellement en cours au Laboratoire de Phanérogamie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

Je remercie M. J. E. VIDAL qui exerce le contrôle de ces révisions d'avoir bien voulu adapter mon manuscrit pour la publication en français et d'avoir surveillé l'exécution des illustrations des espèces nouvelles.

GUTTIFERAE

Calophyllum lineare Kostermans, *sp. nov.*

Arbuscula, ramulis quadrangularibus, apicem versus dense minutissime adpresse pilosis, foliis coriaceis, glabris, nervo mediano in foliis juvenilibus excepto, linearibus obtusis, basi in petiolo contractis, utrinque minutissime dense punctatis, supra nitidis, nervo mediano plano vel sub-impresso, venis filiformibus prominulis, subtus pallidioribus, nervo mediano robusto prominente, venis erecto-patentibus prominulis ; petiolis sat robustis, glabris ; fructibus axillaribus, solitariis vel in inflorescentiis brevibus gracilibus glabris impositis, globosis vel raro sub-ellipticis, pericarpio tenui, pedicellis longis.

TYPUS : *Martin 1783* (P).

Source : MNHN, Paris

Pl. 1. — **Calophyllum lineare** Kosterm. : **1**, rameau feuillé avec fruits × 2/3; **2**, feuille face inférieure × 2. — **Beilschmiedia penanglana** Gamble : **3**, rameau feuillé avec fleurs × 2/3; **4**, inflorescence × 2; **5**, fruit × 2/3. — **Beilschmiedia vidalii** Kosterm. : **6**, rameau feuillé avec fleurs × 2/3; **7**, feuille face inférieure × 2; **8**, fleur vue externe × 8; **9**, **10**, étamine avant et après déhiscence × 20; **11**, fruit en coupe longitudinale × 2/3. — (1-2, *Martin 1783*; 3-5, *Dy Phon 2010 B*; 6-11, *Poilane 27625*).

Source : MNHN, Paris

Arbuste de 1,50 m. Rameaux cylindriques, raides; ramuscules quadrangulaires densément couverts vers le sommet de poils bruns couchés; bourgeon terminal conique densément velu. Feuilles coriaces, glabres (sauf sur la nervure médiane à la partie inférieure des très jeunes feuilles), linéaires, 0,3 × 4-1 × 7,5 cm, progressivement atténuées-obtuses au sommet, obtuses à la base, densément et finement marquées de pores sur les deux faces; face supérieure lisse à nervure médiane plane ou légèrement creusée et nervures latérales filiformes, saillantes; face inférieure plus pâle, à forte nervure médiane saillante et à fines nervures latérales étalées, saillantes, distantes de 0,3-0.5 mm. Pétiole long d'environ 4 mm, glabre, canaliculé à la partie supérieure.

Fruits soit solitaires et axillaires soit sur une grêle inflorescence axillaire, glabre, atteignant 1,5 cm de long. Pédicelle mince, 2-2,5 cm. Fruit globuleux, plus rarement subellipsoïde, apiculé, 8-12 mm, à péricarpe mince fragile (Pl. 1, *1-2*).

Espèce facile à reconnaître par ses feuilles linéaires.

Le fruit sert d'appât pour la pêche.

Nom vernac. — Cambodgien : *Ph'ong tuk*.

Matériel étudié :

Cambodge. — Koh Kong : Khbal Kah, fruits en février, *Martin 1783* (L, P).

STERCULIACEAE

Heritiera cochinchinensis (Pierre) Kostermans, *comb. nov.*

— *Tarrietia cochinchinensis* Pierre, Fl. For. Coch. 3 (13), tab. 205 (1889); Gagnepain, Fl. Gén. Indoch. 1 : 482, fig. 45 (6-8) (1910); Craib, Fl. Siam. Enum. 1 : 170 (1912); Chevalier, Catal. Jard. Bot. Saigon : 18 (1919); Foxworthy, Philip. Journ. Sci. Bot. 4 : 502 (1909); Merrill, Enum. Philip. Fl. Pl. 3 : 57 (1923); Melville, Kew Bull. 1936 : 195; Tardieu-Blot, Fl. Gén. Indoch. Suppl. 1 : 410 (1945) (synom. de *T. javanica*); Kostermans, Reinwardtia 4 : 521 (1959) (synon. de *H. javanica*). — Type : *Pierre s.n.* (P).

Une plus grande quantité de matériel de cette espèce ayant pu être observée je me vois dans l'obligation de la distinguer maintenant de *Heritiera javanica* (Bl.) Kosterm. avec laquelle je l'avais assimilée précédemment (Kostermans, 1959).

Les samares sont semblables à ceux d'*Heritiera javanica* mais d'autres différences sont observées :

— tomentum des jeunes feuilles : fines écailles apprimées sur la nervure médiane à la face inférieure des feuilles et sur le pétiole chez *H. javanica;* fins poils étoilés chez *H. cochinchinensis.*

— loges des anthères disposées en anneau régulier en forme de tube chez *H. cochinchinensis* et en amas irrégulier chez *H. javanica.*

Matériel additionnel étudié :

Birmanie. — Tenasserim, Badi Circle, fleurs en décembre, nom local « Kanzo », *For. Dep. 460* (L).

Source : MNHN, Paris

LAURACEAE

Beilschmiedia penangiana Gamble

Kew Bull. 1910 : 149; Journ. As. Soc. Beng. **75** : 60 (1912); Ridley, Fl. Mal. Pen. **3** : 85 (1924); **5** : 329; Calder et al., Rec. Bot. Surv. Ind. **11** : 49 (1926).

Arbre ou arbuste. Rameaux très grêles, blanc grisâtre, lisses, glabres, excepté le sommet à petites soies éparses. Bourgeon finement tomenteux. Feuilles subopposées ou spiralées, rigides-chartacées, glabres, étroitement elliptiques, 2 × 8-6 × 15 cm, distinctement acuminées (acumen assez large, obtus 1-1,5 cm), base graduellement décurrente sur le pétiole grêle long de 0,5-2 cm, canaliculé en-dessus; les deux faces luisantes, finement, assez lâchement et distinctement réticulées; face supérieure à nervures fines légèrement saillantes; face inférieure un peu plus pâle, à nervure médiane saillante, à nervures latérales 10-12 paires dressées-étalées, filiformes, arquées vers la marge.

Inflorescences axillaires, d'abord incluses dans plusieurs bractées charnues, carénées, ovales-aiguës, longues de 1-2 mm, puis, à maturité, formant une petite grappe pauciflore rouge, atteignant 5 mm de longueur. Pédicelle assez grêle, 2-3 mm, légèrement tomenteux. Tube presque nul. Tépales minces, ovales, un peu aigus, 2,5 mm, un peu tomenteux en dehors dans leur partie médiane. Étamines fertiles 9, longues de 2 mm, à anthères étroitement ovales, aiguës, aussi longues que les filets; glandes globuleuses, sessiles, assez grandes; staminodes nuls. Ovaire glabre; style court, conique; stigmate invisible.

Fruit ellipsoïde noir, lisse, un peu aigu aux deux bouts, 17-35 mm. Infrutescence charnue, épaisse, rougeâtre; pédoncules rouges, lisses, à peu près cylindriques ou un peu élargis vers le sommet, 1,5-3,5 cm (Pl. 1, *3-5*).

Espèce connue antérieurement seulement de la Péninsule malaise (côte ouest) et avec une description incomplète.

Au Cambodge, elle se rencontre en forêt dense humide parfois aux bords des cours d'eau, entre 500-700 m d'altitude. Fleurs en juillet, fruits en février-mars.

Matériel étudié :

Cambodge. — Kompong Speu : Kirirom, vers 700 m, fleurs en juillet, *Dy Phon 2010 A*; fruits en février-mars, *Dy Phon 2010* B. — Koh Kong : versant occidental, massif des Cardamomes, vers 500 m, fruits en février, *Martin 1752*.

Beilschmiedia vidalii Kostermans, *sp. nov.*

Arbor, ramulis dense minute sublanuginoso-strigosis; foliis oppositis et alternis, rigide coriaceis, ellipticis vel subobovatoellipticis, obscure breve vel conspicue acuminatis, basi in petiolo crassiusculo dense strigoso contractis, supra nitidis, glabris, laevibus, nervis impressis, subtus opacis, glabris, venis exceptis, nervo mediano prominente, venis suberectis, prominentibus, arcuatis, nervis secundariis subparalellis; paniculis axillaribus, parvis, paucifloris, dense sat laxe minutissime pilosis, tepalibus aequalibus, carnosis, ovatis-acutis, adpresse pilosis, staminibus fertilibus 6 pilosis, antheris magnis ovatis acutis filamentis

Source : MNHN, Paris

brevibus latis, staminibus 6 interioribus staminodialibus pilosis triangularibus, glandulis minimis vel absentibus; fructibus ellipsoideis magnis.

TYPUS : *Poilane 27625* (BO, L, P).

Arbre haut de 10-15 m, ayant 15-25 cm de diamétre. Bois plutôt tendre. Ramuscules densément et finement couverts d'un tomentum rouille. Feuilles spiralées, les terminales opposées; limbe coriace, elliptique ou subobovale, obscurément ou distinctement acuminé au sommet, aigu á la base; face supérieure glabre, lisse, brillante, á nervation imprimée; face inférieure velue sur les nervures, d'aspect mat et de couleur brun-rouge, á nervures saillantes, environ 6 paires, arquées vers le bord, réunies par des veinules subparalléles bien marquées. Pétiole assez épais, 0,6-1,5 cm, velu-hérissé, légérement canaliculé en dessus.

Panicules axillaires, 1-3 cm, plutôt pauciflores, à ramifications ténues peu nombreuses, finement et lâchement velues à poils étalés légèrement ondulés. Pédicelles filiformes, 3 mm. Fleurs trés finement velues á poils couchés. Tépales égaux, charnus, ovales-aigus, 1,25-1,5 mm. Étamines externes 6, fertiles, aussi longues que les tépales á grandes anthéres densément et finement velues, ovales-aiguës, introrses, 1 mm, à filets larges et courts soudés á la base aux tépales; étamines internes 6, stériles, opposées aux externes et appliquées contre elles, triangulaires-allongées, densément velues; glandes basales trés petites ou absentes. Ovaire ovoïde, glabre, prolongé en court style avec un stigmate peu marqué.

Fruit pyriforme, 4,5-6 cm; péricarpe charnu, à épaisseur atteignant presque 1 cm; tégument de la graine épais de 2 mm, dur; cotylédons épais plan-convexe. Pédoncule ligneux, cylindrique, ayant 1 cm de long, 0,6 cm de diamétre (Pl. 1, *6-11*).

Espéce voisine de *B. balansae* Lec. du Nord Viêt-Nam, dédiée à J. E. VIDAL du Laboratoire de Phanérogamie de Paris, spécialiste de la flore indochinoise.

Elle se rencontre en forêt dense humide d'altitude, entre 800 et 1400 m, dans la chaîne annamitique. Fleurs et fruits d'avril à juin.

Nom vernac. — Vietnamien : *cây mong*.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ :

VIÊT-NAM (SUD). — Thua Thiên : massif montagneux de Bach Ma, près de Hué, 1400-1500 m, fleurs et fruits en juin, *Poilane 27625* (type, BO, L, P); fruits en avril, *Poilane 29905* (P). — Khanh Hoa : env. Nha Trang, fleurs juin 1909, *d'Alleizette s.n.*

Lindera hamiltonii Kostermans, *nom. nov.*

— *Lindera reticulata* (HAM. ex NEES) HOOK. f., Fl. Brit. India **5** : 183 (1886); KOSTERMANS, Bibl. Laur. : 769, n° 116*a* (1964) (excl. cit. Boerlage et exclus. *Aperula reticulata* Bl.); HARA, Fl. E. Himalaya : 101 (1966).
— *Polyadenia reticulata* (HAM. ex NEES) NEES in WALL., Pl. As. Rar. **2** : 62 (1831); KOSTERMANS, *l.c.* : 1312.
— *Tetranthera reticulata* HAMILTON ex NEES, *l.c.*; KOSTERMANS, *l.c.* : 1421. — TYPE : *Wallich 2551 A-B* (K, L, LE).

Source : MNHN, Paris

Pl. 2. — **Lindera spicata** Kosterm. : **1**, rameau feuillé avec fleurs × 2/3; **2**, feuille face inférieure × 1; **3**, feuille face supérieure, région basale × 2; **4**, fleur en bouton et bractée × 6; **5**, fleur ouverte × 10; **6**, étamine × 8. — **Phoebe poilanei** Kosterm. : **7**, rameau feuillé avec fruits × 1/3; **8**, feuille face inférieure × 2/3; **9**, fruit × 2/3. — (**1-6**, *Poilane 32710*; **7-9**. *Poilane 26833*),

Source : MNHN, Paris

Lindera reticulata (Bl.) Villar basé sur *Aperula reticulata* Bl., plante de Java, fut publié plus tôt que *L. reticulata* Hook. f. Un nom nouveau devient donc nécessaire pour cette derniére espéce.

Matériel examiné :

Inde. — Silhet, *Hamilton in Wallich 2551 A-B* (type, K, L, LE).

Laos. — Vientiane : Muang Huang, 200 m, en forêt de bambou, bord d'un cours d'eau, fleurs ♂ en mars, *Kerr 20726* (K, L).

Lindera sinensis (Blume) Hemsley

Journ. Linn. Soc. **26** : 392 (1891); Kostermans, Bibl. Laur. : 772 (1964).
— *Daphnidium sinense* Bl., Mus. Bot. Lugd. Bot. **1** (22) : 352 (1851); Kostermans, *l.c.* : 463. — Type : *Reeves in Herb. Lindley* (L!).
— *Litsea playfairii* Hemsl., Journ. Linn. Soc. **26** : 384 (1891); Kostermans, *l.c.* : 864. — Type : *Playfair s.n.*, Pakhoi (K).
— *Lindera eberhardtii* Lec., Nouv. Arch. Mus., ser. 5, **5** : 115 (1913); Kostermans, *l.c.* : 748. — Type : *Eberhardt 1216*, Hué (P).
— *Lindera alongensis* Lec., Nouv. Arch. Mus., ser. 5, **5** : 118 (1913); Kostermans, *l.c.* : 739. — Types : *Lecomte & Finet 809 & 823* (P).
— *Neolitsea playfairii* (Hemsl.) Chun, Contrib. Biol. Lab. Sci. Soc. China **1** (5) : 66 (1925); Kostermans, *l.c.* : 1046.

Matériel examiné :

Viêt-Nam (Nord). — Quang Ninh : Taai Wong Mo Shan, marché de Tong Fa, Ha Coi, fruits rouge-jaune en sept., *Tsang 29466* (K, L).

Viêt-Nam (Sud). — Thua Thiên : Hué, fleurs en mai, *d'Alleizette s.n.* (L); Phu Son, Luong Diên, fleurs blanches en févr., *Poilane 927* (K, P).

Lindera spicata Kostermans, *sp. nov.*

Arbor parva, ramulis gracilibus dense minutissime rufo-tomentellis; foliis alternis, chartaceis ovato-ellipticis, triplinerviis caudato-acuminatis, basi breve acutis, supra glabris laevibus vel perobuscure gracileque reticulatis, nervis tribus principalibus filiformibus impressis pilosis, subtus pallidioribus gracile et dense tomentellis, nervo mediano et venis subbasilibus gracilibus prominulis, venulis secundariis parallelis conjunctis; petiolis gracilibus; inflorescentiis axillaribus, spicatis, dense rufo-tomentellis, umbellulis paucis sessilibus.

Typus : *Poilane 32710* (P).

Arbre ayant environ 5 m de haut, 0,15 m de diamétre. Ramuscules grêles, densément et finement velus-rouille. Feuilles distiques, chartacées, ovales-elliptiques, 2 × 5-3,5 × 7,5 cm, caudées au sommet (acumen environ 1,5 cm), aiguës à la base; face supérieure lisse ou obscurément et finement réticulée, á nervures filiformes, imprimées, velues; face inférieure glauque, densément et finement tomenteuse; nervure médiane et les deux latérales subbasales très fines, saillantes, reliées par des nervures secondaires filiformes, subparalléles, horizontales. Pétiole trés fin, pubescent, 5-8 mm.

Inflorescences axillaires, densément et finement tomenteuses-rouille, atteignant 4 cm de long, constituées d'un axe principal portant disposées en spirale un petit nombre d'ombellules sessiles, ayant à leur base une petite bractée triangulaire allongée, chaque ombellule n'ayant qu'une

Source : MNHN, Paris

seule fleur. Étamines fertiles 9, 6 externes, 3 internes. Fleurs trop jeunes pour être décrites plus complètement (Pl. 2, *1-6*).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ :

VIÊT-NAM (SUD). — Kontum : Dak Gley, boutons en janv., *Poilane 32710* (AAU, BO, K, L, P). — Tuyên Duc : massif du Lang Biang, 1600 m, boutons en oct., *Van Leeuwen 4863* (BO); Dalat, boutons en déc., *Evrard 1988* et *2252* (P).

Phoebe poilanei Kostermans, *sp. nov.*

Arbor ramulis percrassis, sulcatis, dense minute substrigoso- tomentellis; foliis ad apicem ramulorum aggregatis, chartaceis, oblanceolatis, longis, obtusis vel obscure acutis, basi sensim attenuatis, supra glabris, nitidis, laevibus vel minutissime areolatis, nervo mediano gracili impresso, venis filiformibus subimpressis, subtus minutissime reticulatis, sparsim minutissime substrigoso-tomentellis, nervo mediano ac venis numerosis erecto-patentibus prominentibus; infrutescentiis, foliis brevioribus, minute tomentellis, vix ramosis; fructibus magnis, tepalis incrassatis basi suffultis.

TYPUS : *Poilane 26833* (BO, P).

Arbre ayant 12-13 m de haut, 0,40 m de diamètre. Ramuscules très épais, sillonnés, densément et finement tomenteux; cicatrices foliaires grandes, étroites, condensées; bourgeon terminal entouré de nombreuses écailles étroitement ovales aiguës, velues, longues de 1 cm. Feuilles groupées vers l'extrémité des rameaux; limbe chartacé, oblancéolé, 12 × 3-7 × 32 cm, obtus ou courtement aigu au sommet, graduellement atténué à la base et décurrent sur le pétiole, long de 1,5-2 cm; face supérieure glabre, brillante, lisse ou finement et densément aréolée, à nervures fines imprimées; face inférieure mate, densément et finement réticulée, finement tomenteuse, à nervures saillantes, les latérales 20-30 paires, étalées, arquées seulement près du bord.

Infrutescences axillaires atteignant 20 cm de long, à tomentum fin, épars; axe principal plutôt robuste; ramifications peu nombreuses atteignant 4 cm de long. Fruit ellipsoïde 2 × 4,5 cm; tépales persistants, ovales, obtus, 3-4 mm; pédicelle 5 mm, épais (Pl. 2, *7-9*).

Espèce distincte de toutes les autres par ses très grandes feuilles à nombreuses nervures latérales et son fruit exceptionnellement grand.

Je pense qu'il convient de donner à cet arbre remarquable le nom de POILANE, infatiguable et remarquable collecteur de plantes à qui est due la plus grande partie de notre connaissance de la flore ligneuse indochinoise.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ :

VIÊT-NAM (NORD). — Lao Cai: Yao Sen, N. de Phong Tho, 1600-1700 m, fruits en déc., *Poilane 26833* (BO, P).

Herbarium Bogoriense
BOGOR - INDONÉSIE.

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, sér. 2, 13 (3) : 341-349, 1973.

UNE NOUVELLE ESPÈCE DE PALMIER NAIN DE MADAGASCAR

par J.-L. GUILLAUMET

RÉSUMÉ : Description de *Neophloga brevicaulis* J.-L. Guillaumet, palmier nain du sud-est de Madagascar, et considérations sur les espèces à caractères néoténiques des genres *Dypsis* et *Neophloga*.

SUMMARY: Description of *Neophloga brevicaulis* J.-L. Guillaumet dwarf palm-tree from South-East of Madagascar and considerations around the species with neotenic features of genus *Dypsis* and *Neophloga*.

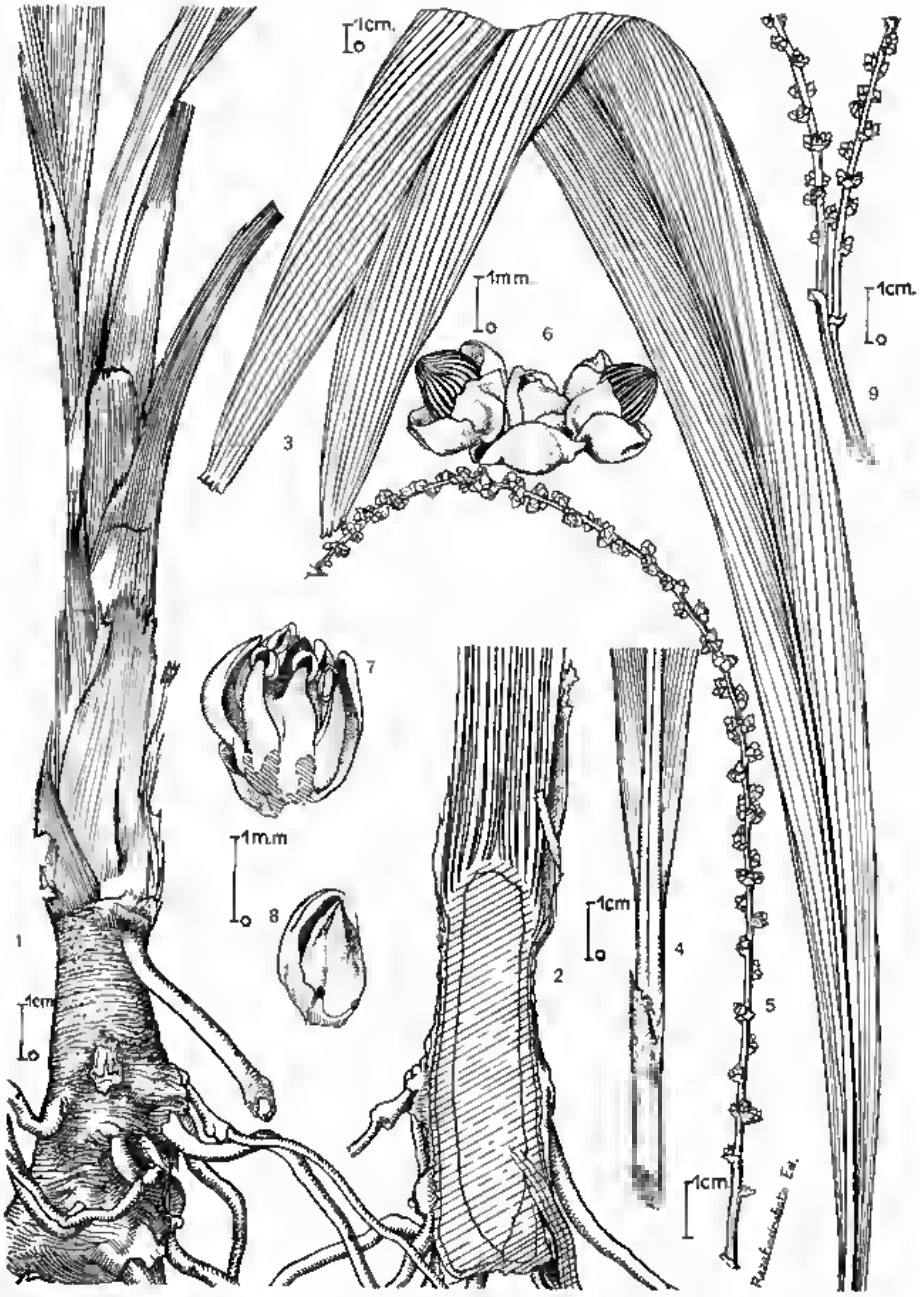
Par sa richesse en palmiers, l'ensemble de la Région malgache (Madagascar, Mascareignes, Comores et Seychelles) s'oppose fondamentalement au continent africain; à Madagascar seulement, 19 genres dont 13 endémiques, 111 espèces dont 109 endémiques ont été signalées. Ces plantes, si attrayantes soient-elles, sont encore bien peu connues. Quelques-unes, par leur faible taille et leur relative abondance, se prêtent plus facilement à l'étude et tout particulièrement les espèces naines à feuilles simples des sous-bois de la forêt orientale.

Ces espèces présentent par de nombreux caractères une réduction permettant de les considérer comme des formes néoténiques et sont particulièrement dignes d'intérêt.

Au retour d'une mission de la R.C.P. 225 du C.N.R.S. (Étude des écosystèmes montagnards de la Région malgache) dans les chaînes montagneuses au nord de Fort-Dauphin, nous visitâmes rapidement une forêt, dite « analalava » (la « longue » forêt), située au nord de Manantenina. Elle nous intéressait par sa position à très basse altitude, entre 0 et 50 m, permettant d'achever les études entreprises de 2000 m au niveau de la mer; en outre elle doit être un des derniers vestiges de la végétation naturelle de toute cette longue bande côtière de la côte orientale malgache.

Cette forêt sur sol ferralitique riche en manganèse, traversée de lentilles de sables blancs et entrecoupée de cours d'eau étroits aux rives marécageuses, est d'une très grande richesse floristique. Elle possède en particulier de magnifiques peuplements de *Humbertia madagascariensis* seul représentant de la famille des Humbertiacées strictement localisée à la région côtière de l'extrême sud-est de Madagascar. *Pandanus* et palmiers y sont particulièrement bien représentés, ces derniers par tous les types possibles :

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — **Neophloga brevicaulis** J.-L. Guillaumet : **1**, stipe; **2**, coupe longitudinale du stipe; **3**, feuille; **4**, base foliaire et gaine; **5**, inflorescence; **6**, triade; **7**, fleur mâle (perianthe en partie retirée); **8**, fleur femelle (id.); **9**, base d'une inflorescence double.

Source : MNHN, Paris

grands arbres à tronc unique (*Sindroa longisquama* Jum.) ou divisés plusieurs fois (*Vonitra thouarsiana* Becc.), espèces grêles en touffes (*Chrysalidocarpus lutescens* Wendl. et *arenarum* Jum.) ou isolés (*Dypsis*, *Neophloga*, *Neodypsis*), enfin formes naines à feuilles pennatiséquées (*Dypsis* et *Neophloga*) ou non (*Dypsis* et *Neophloga*) dont l'espèce décrite ici. De prime abord, son port est étrangement identique à celui de certaines Cypéracées (*Mapania*), Hypoxidacées (*Curculigo*) ou même Graminées (*Setaria*); le plus rapide examen levant d'ailleurs ces confusions possibles.

L'espèce nouvelle appartient incontestablement au genre *Neophloga* par la présence de six étamines (3 dans le genre *Dypsis*), elle se distingue du genre *Chrysalidocarpus* par son port réduit et le mode d'ouverture, par déchirure sommitale, de la spathe supérieure de l'inflorescence.

Neophloga brevicaulis J.-L. Guillaumet, *sp. nov.*

Palma parvula, caudice breviter (5-7 cm longus et 1,5-2 cm diam.). Folia simplicia, lineari-obtriangularia, minute furcato-bifida, 70-150 cm longa et 3-5 cm lata. Spadix indivisus, raro bifurcatus, 18-25 cm longus. Flores ♂ ovati; sepala carinata, stamina 6, ovarium rudimentum. Flores ♀ ovati; sepala cucullata, staminodia 6 dentiforma, ovarium oblongum, trigonum. Fructus incognitus (Pl. 1 et 2).

Type : *J.-L. Guillaumet 4003.* Forêt dite « Analalava », nord de Manantenina. S.-E. de Madagascar. Forêt dense humide sempervirente de basse altitude, déc. 1971. (P., pars inflorescentiae in spiritu conservantur).

En culture au jardin botanique du Centre O.R.S.T.O.M. de Tananarive et à l'Institut de Botanique de la Faculté des Sciences d'Orsay.

Palmier nain, à stipe presque inexistant et en grande partie enterré atteignant au plus 5 à 7 cm sur 1,5 à 2 cm de diamètre; feuilles, 5 à 7, formées d'une seule lame très étroitement triangulaire de 70 à 150 cm de long et moins de 5 cm dans sa plus grande largeur, brièvement échancrée au sommet sur 8 à 12 cm; extrémités des partitions étroites et atténuées, 5 à 6 fois dentées; limbe longuement décurrent à la base et pétiole pratiquement inexistant; gaine de 7 à 9 cm de longueur munie d'une languette opposée au pétiole se divisant à l'ouverture en 2 lobes latéraux difficilement visibles; gaine, rachis et face inférieure du limbe revêtus de squamules roux clair disparaissant avec l'âge. Spadice simple, plus rarement double, de 18 à 25 cm de longueur portant 60 à 80 triades de 2 fleurs ♂ entourant 1 ♀, protandrie; spathes précocement caduques; bractée du glomérule large, concave, triangulaire arrondie. Fleurs ♂ à sépales carénés, pétales concaves, ovales, 2 fois plus longs que les sépales; étamines (6) à filets très épais à la base se rétrécissant vers le sommet, anthères courtes et incurvées à large connectif; ovaire non fonctionnel dépassant de peu le niveau des étamines. Fleurs ♀ à sépales cucullés, pétales ovales, staminodes (6) très courts à la base d'un ovaire oblong, trigône, à stigmates connivents. Fruits inconnus.

La population d'Analalava est importante et ses caractères très homogènes.

Par le spadice réduit à un seul épi, rarement 2, et le limbe simple peu

Source : MNHN, Paris

Pl. 2. — **Neophloga brevicaulis** J.-L. Guillaumet : en haut, aspect général; en bas, départ des feuilles et inflorescences (2 épis simples).

Source : MNHN, Paris

échancré *Neophloga brevicaulis* se rapproche de *N. simianensis*, *N. integra*, *N. lucens* et de la fa. *indivisa* de *N. catatiana*; comme chez cette dernière, la gaine foliaire possède un lobe opposé au pétiole qui, après la rupture de celle-là, donne deux petits lobes latéraux, les partitions du limbe sont également étroites et atténuées. Il s'en distingue cependant aisément par la brièveté du tronc, les dimensions des feuilles, la longueur des inflorescences et les caractères des fleurs.

Dans la clé des espèces de *Neophloga* proposée par H. JUMELLE (1945), il pourrait se situer ainsi :

1. Spadice réduit à un seul épi, parfois (anormalement) 2.
   2. Feuilles des pieds florifères à limbe entier, ni échancré ni bifurqué au sommet ..... *N. integra*
   2'. Feuilles des pieds florifères à limbe non entier.
      3. Feuilles des pieds florifères à limbe simple, plus ou moins profondément échancré ou bifurqué au sommet.
         4. Limbe échancré sur le 1/10 de sa longueur ..... *N. brevicaulis*
         4'. Limbe échancré sur le tiers au plus de sa longueur..... *N. catatiana* var. *indivisa*, *N. simianensis*, *N. lucens*
         4'' Limbe bifurqué sur beaucoup plus du tiers de sa longueur *N. poivreana*, *N. bernieriana*

Les palmiers nains malgaches à feuilles simples, plus ou moins échancrées au sommet, appartiennent à deux genres endémiques d'*Areceae Dypsideae : Dypsis* et *Neophloga*. Bien qu'une nouvelle étude de ces genres soit souhaitable, plusieurs échantillons ne rentrent pas dans le cadre des espèces décrites et la variation des espèces est encore inconnue, on peut tenter une première approche des formes naines à feuilles simples.

La tendance à la réduction s'exerce sur l'appareil végétatif comme sur l'appareil reproducteur :

— diminution du stipe, poussée à l'extrême chez *Neophloga brevicaulis*, qui n'est cependant pas encore un véritable géophyte comme certains palmiers des « campos cerrados » brésiliens dont la tige est entièrement souterraine (G. MANGENOT, 1969), bien que déjà la plus grande partie de sa tige soit enterrée[1]. La diminution a affecté aussi le diamètre de la tige qui est exactement du type « *caudex arundinaceus* » de H. VON MOHL (1831). Il doit être considéré comme un chaméphyte.

Cette réduction de taille s'est faite tant dans les formes monoblastiques que dans les formes polyblastiques (J.-L. GUILLAUMET, J. KOECKLIN et P. MORAT. Végétation et flore de Madagascar. Chap. 6, fig. 7, sous presse).

— maintenance des feuilles de jeunesse tout au long de la vie de l'arbre.

1. Un palmier, appartenant vraisemblablement au genre *Neodypsis* et croissant dans les fourrés de montagne du Marojejy au-dessus de 1900 m, montre sous l'action des facteurs climatiques une accommodation comparable avec épaississement et allongement de la partie souterraine.

Source : MNHN, Paris

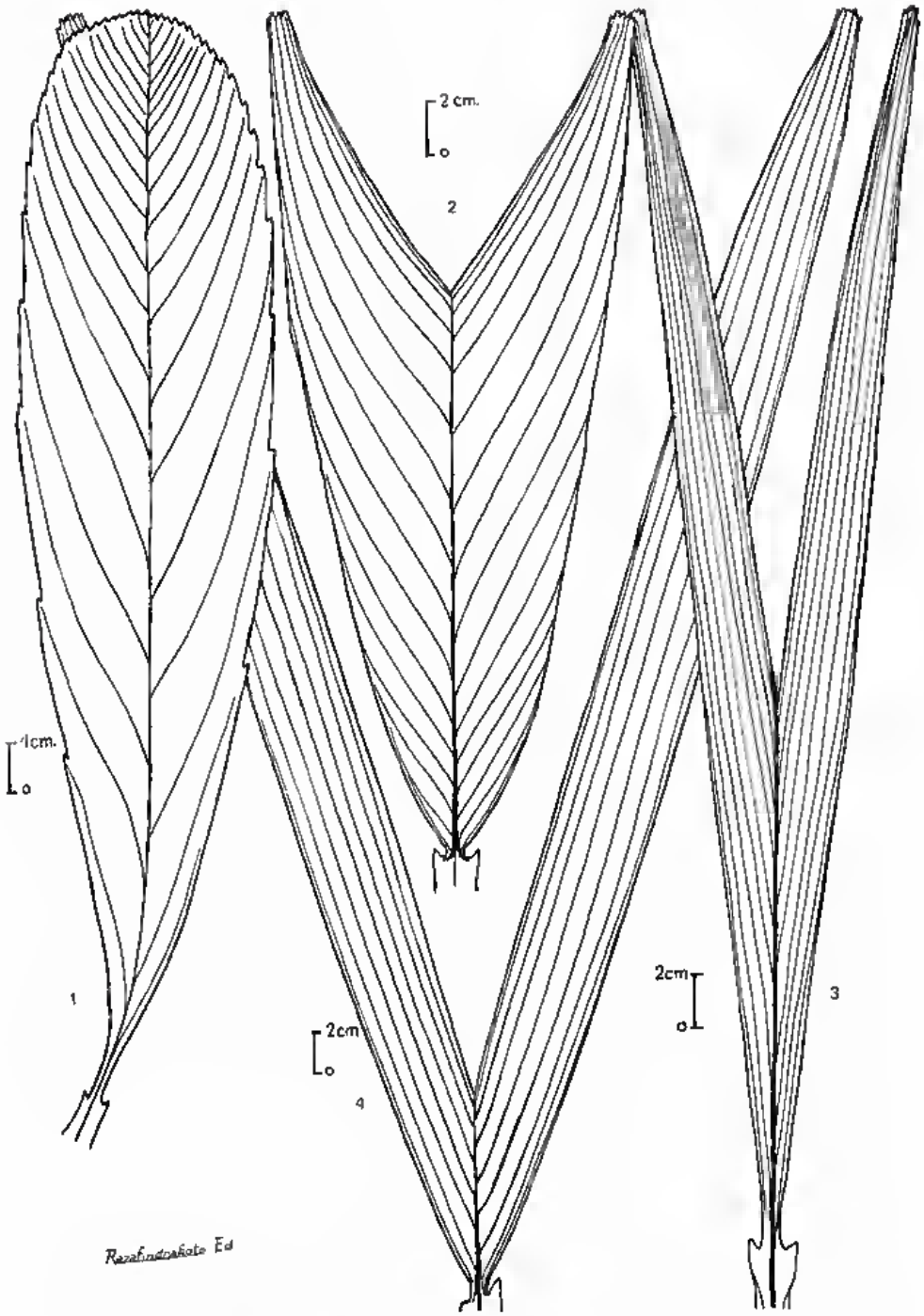


Fig. 3. — Les types foliaires fondamentaux des palmiers néoténiques malgaches : **1, Neophloga integra; 2, N. louvelii; 3, N. lutea; 4, N. *aff.* bernieriana.**

Source : MNHN, Paris

Dans les genres considérés la première feuille, autant que j'ai pu l'observer, est déjà divisée; chez *Neophloga integra* elle est vraisemblablement entière.

Certaines espèces au stade reproducteur peuvent posséder des feuilles inférieures simples et des feuilles supérieures pennatifides : *Dypsis humbertii* (4 lobes), *Neophloga heterophylla*, *N. majorana* et *N. mangorensis*.

Quelques autres possèdent à côté d'une forme à feuilles pennatifides une forme à feuilles simples : *Dypsis forficifolia* var. *reducta*, *Neophloga catatiana* fa. *indivisa*, *N. concinna* var. *triangularis*.

La simplification est la plus achevée chez *Neophloga integra* type, suivie de près par des échantillons qui lui sont rapprochés (*H. Perrier de la Bâthie 18047*, P) et qui ne présentent qu'une légère échancrure sommitale; ensuite ce seraient *N. brevicaulis*, *N. simianensis*, *N. lucens*, var. *triangularis* de *N. concinna*, var. *reducta* de *Dypsis forficifolia* dont l'échancrure ne dépasse pas le 1/3 de la feuille.

Chez les autres espèces les feuilles sont divisées jusqu'à la moitié et même au delà du 1/3 inférieur (fig. 3).

— réduction de l'inflorescence allant chez plusieurs espèces jusqu'à l'épi simple; elle n'est pas toujours liée à celle de l'appareil végétatif : *Neophloga curtisii* a une feuille pennatifide et une inflorescence réduite à un épi.

La réduction joue aussi sur la taille de l'inflorescence, moins de 20 cm et évidemment sur le nombre de fleurs. Les axes latéraux de l'épi simple sont représentés par des triades de 2 fleurs ♂ entourant 1 fleur ♀.

— réduction du nombre d'étamines : s'il y en a encore 6 chez *Neophloga*, comme dans les autres genres de *Dypsideae* à l'exclusion du seul genre *Beccariophoenix* (18-21), il n'y en a plus que 3 dans le genre *Dypsis*, les 3 autres étant réduits à des staminodes.

— enfin le fruit s'amenuise jusqu'à moins de 1 cm de long sur quelques millimètres de large, la pulpe est également très réduite.

Le tableau page 348 récapitule quelques caractères des *Neophloga* et *Dypsis* à fleurs simples et montre la réduction atteinte dans différents organes.

Il s'avère donc que des espèces de *Dypsis* et *Neophloga* acquièrent la sexualité à un stade végétatif précoce représentant le stade de jeunesse des Palmiers en général (fig. 4).

Cette évolution doit être interprétée comme un cas de néoténie; le fait n'est pas isolé dans la famille, et s'il n'y en a pas d'exemples en Afrique, de nombreux genres américains et asiatiques présentent cette tendance : *Bactris*, *Chamaedora*, *Geonoma*, *Pinanga*, *Calamus*... Le genre américain *Geonoma* a fait en particulier l'objet d'une très belle étude de J.-G. Wessels Boer (1968), la plupart des observations étant applicables à Madagascar.

L'intérêt particulier des palmiers néoténiques malgaches résident dans l'homogénéité des *Dypsideae*, en particulier entre les 3 genres très voisins *Chrysalidocarpus*, *Neophloga* et *Dypsis*. On peut observer toute la série

Source : MNHN, Paris

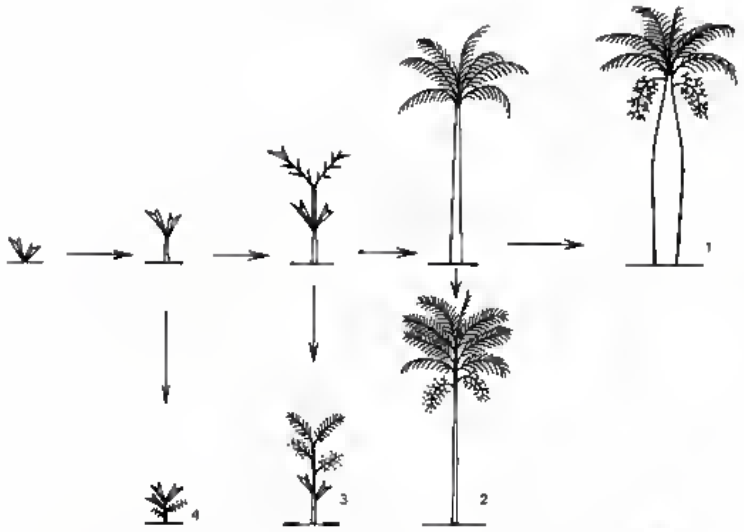


Fig. 4. — Développement et acquisition de la sexualité dans les genres **Chrysalidocarpus, Neophloga** et **Dypsis.**

Espèces	Type biologique	Hauteur du tronc	Profondeur de l'échancrure de la feuille	Ramification de l'épi
Dypsis longipes Jum.	monoblastique	?	au-dessous du 1/3 inférieur	0
Dypsis louvelii Jum. et Perr.	polyblastique	1 m	½	1
Dypsis hirtula Mart.	?	50 cm	1/3 supérieur	2
Dypsis humbertii Perr. var. *angustifolia* Perr.	monoblastique	50-60 cm	1/3 inférieur	1
Dypsis forticifolia Mart. var. *reducta* Perr.	polyblastique	1 m	au-dessus du 1/3 supérieur	1
Neophloga integra Jum.	polyblastique	1- 2 m	0 (ou 1/10)	0
Neophloga brevicaulis J.-L. Guill.	monoblastique	2- 3 cm	1/10	0
Neophloga simianensis Jum.	polyblastique	1- 2 m	au-dessus du 1/3 supérieur	0
Neophloga lucens Jum.	?	60 cm	1/3 supérieur	0
Neophloga poivreana Becc.	polyblastique	2 m	1/3 inférieur	0
Neophloga bernieriana Becc.	monoblastique	50-60 cm	1/3 inférieur	0
Neophloga lutea Jum.	polyblastique	2- 3 m	au-dessous de ½	1-2
et var. *transiens* Perr.	polyblastique	2- 3 m	au-dessous de ½	1-2-3
Neophloga catatiana Becc. fa. *indivisa*				
Neophloga concinna Becc. var. *triangularis* Jum.	monoblastique	1-1,30 m	au-dessus de ½	0
Neophloga concima Becc. Var. *triangularis* Jum.	monoblastique	1 m	1/3 supérieur	1

Source : MNHN, Paris

de formes qui à partir de grands palmiers monoblastiques aboutit à des formes néoténiques mono- ou polyblastiques. Il est vraisemblable que l'évolution ne s'est pas faite en ligne droite et la réduction du nombre d'étamines, par exemple, serait plutôt une convergence, atteinte chez *Dypsis* à partir de *Neophloga* mais suivant des lignées différentes.

Les palmiers à Madagascar présentent de nombreux sujets à réflexion dont cet aspect n'est pas le moindre. Et je me permettrai de n'être pas aussi pessimiste que E.-J.-H. Corner (1966, p. 304) quant à l'avenir : l'intérêt qui anime de nombreux botanistes dont l'éminent spécialiste de la famille, H.-E. Moore, le prouve.

Bibliographie

Corner, E. J.-H. — The natural history of Palms. Univ. Calif. press, Berkeley and Los Angeles, 393 p. (1966).

Guillaumet, J. L., Koechlin, J. et Morat, P. — Végétation et flore de Madagascar (sous presse).

Jumelle, H. — Palmiers (*Palmae*) in H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, 30e famille, 186 p., (1945).

Mangenot, G. — Réflexions sur les types biologiques des plantes vasculaires. Candollea **24** (2) : 279-294 (1969).

Perrier de La Bathie, H. — Biogéographie des Palmiers de la région malgache. Bull. soc. bot. France **85** (5-6) : 384-393 (1938).

Wessels Boer, I. G. — The Geonomoid palms. Verhand konink. Nederl. Akad. Wetensch, afd. Natuur kunde, tweede reeks **58** (1), 202 p., (1968).

O.R.S.T.O.M.
Tananarive - Madagascar.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 13 (3) : 351-382, 1973.

QUELQUES RÉFLEXIONS SUR LA MORPHOLOGIE, LA MORPHOGÉNÈSE ET LA SYMÉTRIE

par Léon CROIZAT

Certains travaux botaniques parus en France au cours des cinq dernières années (1966-1971) nous ont inspiré des réflexions que nous présentons ici. Elles pourront intéresser ceux de nos collègues qui gardent le goût des idées, et nous paraissent d'autant plus utiles à faire connaître qu'en général les auteurs des travaux envisagés ci-dessus semblent ne pas même avoir eu connaissance des nôtres (voir par exemple sur le même sujet : **10**, **12**, **13**)[1].

Nous voudrions dans cet article donner un bref aperçu de nos écrits, souligner ce qu'ils contiennent de général par rapport à ce qui se publie en France, et analyser différents thèmes saillants. Cette mise au point répondra évidemment à un besoin que met en évidence ce que nous venons de dire plus haut.

Parmi les travaux importants parus en France sans mention de nos publications sur le même sujet, ceux de Michel GUÈDÈS ont attiré l'attention. C'est un morphologiste « orthodoxe » ayant bénéficié pour ce qui concerne sa doctrine de l'approbation de ROHWEDER (**36**: 427) qui est un « Trollien » convaincu. Seule cette doctrine est valable « to offer satisfactiry solutions of morphological and taxonomical problems ». Dans une de ses études (**23**), notre confrère cherche à prouver que l'homologie du carpelle et de la feuille végétative ne fait aucun doute, thèse absolument opposée à ce que nous avons énoncé nous-mêmes dans l'ensemble de nos travaux depuis les « Principia botanica » (1960). Nous croyons être fondé à revenir sur ce point dans une note qui pourrait faire suite au présent article.

Dans un second travail (**20**) consacré à la stipule ligulaire des *Drosera*, GUÈDÈS avance que les formations ligulaires sont une forme de trichome ; on observe parfois une gradation entre folioles et trichomes, où les éléments

1. Cette « occultation » ne saurait favoriser le progrès des idées. Elle témoigne dans la plupart des cas d'une étonnante négligence car il s'agit de l'omission complète de centaines de pages écrites sur des sujets importants. Nous n'en parlerions pas si des travaux récents ayant le caractère de mises au point monographiques et qui ne peuvent manquer d'attirer l'attention (**24**, **30**, etc.) n'en contenaient de frappants exemples.

Source : MNHN, Paris

marginaux peuvent être qualifiés de stipules. Voici la remarque que nous ferons à ce sujet : 1) Dans ce travail et dans le précédent, l'auteur suppose implicitement l'homologie : feuille-carpelle-trichome-stipule, sans développer son propre concept de ces termes. Cet oubli ne tirerait pas à conséquence si tous les botanistes étaient d'accord, par exemple, sur la définition de la feuille et du carpelle. En fait, quel est le « type » de la feuille pour l'auteur? Celle d'une Mousse, d'un Palmier, d'un parasolier? D'après quels auteurs comprend-t-il le carpelle? Même les « orthodoxes » sont loin d'être d'accord sur ce sujet. 2) Les trichomes que l'auteur mentionne chez *Drosera* correspondent aux « organes » que WARMING appelait il y a un siècle, des « épiblastèmes », notion dont nous avons souligné l'intérêt (**12***a* : 1037 s) dans un chapitre consacré aux « trichomoïdes ». La bibliographie de l'auteur ne cite pas ce travail ni d'autres qui s'y trouvent mentionnés, bien que GUÉDÈS ne conteste pas les idées de WARMING[1], ni au fond les nôtres.

A l'Université de Paris existe un centre d'études botaniques approfondies, qui a produit, avec BANCILHON (**6**) et ses collaborateurs (**7**), des études de plus en plus poussées sur la ramification dans le genre *Phyllanthus*. La ressemblance est frappante entre les axes plagiotropes dans ce grand genre et les feuilles composées dans d'autres familles. BANCILHON compare le résultat produit par la destruction du bourgeon terminal orthotrope du *Phyllanthus distichus* avec l'action de « la chirurgie expérimentale » chez la Fougère *Dryopteris aristata*. Nous croyons avoir expliqué (**12***a* : 821 s) les raisons du comportement de cette dernière.

Mais nous sommes encore plus intéressé par l'« homologie » — ce mot sera commenté plus loin — entre le rameau plagiotrope de *Phyllanthus* et les feuilles composées chez les Méliacées, les Légumineuses, etc. Nous n'avons nullement négligé ce sujet (**1***a* : 925, note 2) et sommes de plus en plus convaincu qu'il n'y a pas de séparation absolue entre les uns et les autres. Rappelons des faits connus : 1) En 1917, déjà, (**25**), le botaniste allemand HARMS a signalé chez le *Chisocheton pohlianus*, Méliacée de Nouvelle-Guinée, des feuilles portant des fascicules de fleurs[2] aux nœuds, entre les folioles, et rappelé que VOLKENS n'a pas été loin de voir dans les feuilles du *Chisocheton amboinense* des rameaux d'un certain genre; et que le grand SACHS a pris une feuille de la Méliacée *Guarea* pour une branche. — 2) Sans connaître les données de HARMS, SKUTCH (**39**)

1. Vidensk. Meddel. Naturhist. Forening. Copenhague 1872 : 10-12 : 159-205; résumé en français : 16-27. Les poils glanduleux de *Drosera rotundifolia* sont traités pp. 18-21.

2. Dans un travail de J. ROUX sur le concept de rameau plagiotrope (Ann. Sci. Nat. Bot. 12e s., **9** : 109 (1968), dont nous n'avons eu connaissance qu'en février 1972 l'auteur cite le *Chisocheton spicatus* (*op. cit.* : 241). Il y a lieu d'ajouter *C. pohlianus* à cette mention. ROUX propose l'utile notion d'« état anté-foliaire »; sur laquelle nous reviendrons plus tard, à propos du concept de feuille. On ne peut situer l'état anté-foliaire dans le cadre de la morphogénèse et de l'évolution que si l'on sait ce qu'est l'état foliaire. L'étude de la végétation est une philosophie, elle n'est possible qu'en respectant la logique; cette dernière veut que l'état foliaire et l'état anté-foliaire qu'il comprend soient considérés ensemble.

Source : MNHN, Paris

étudiant la *Guarea rhopalocarpa* arbre endémique du Costa-Rica précise en 1947 : *a*) La feuille est « coiffée » d'authentiques bourgeons (« resting buds »), grâce auxquels elle renouvelle sa croissance entre 7 et 11 ans, portant de 1 à 14 paires de folioles pour atteindre jusqu'à 22 paires. *b*) Le pétiole et le rachis de ce remarquable « phyllome » « present in cross-section a stem-like structure and are early provided with a close ring of cambium ».

On comprendra mieux le comportement, souvent variable, des rameaux plagiotropes bouturés de *Phyllanthus* à la lumière des faits rapportés par HARMS et SKUTCK. De même, dans le feuillage de *Bauhinia* (**18**), on trouve aussi bien la tendance à la feuille simple de *Cercis* qu'à la feuille composée de *Delonix*. On sait que cette dernière (**12***a* : 206, fig. 26) ne se distingue en général de ses stipules que par la présence d'articulations; il y a donc là un beau champ de recherches pour un botaniste s'intéressant en même temps à la morphologie et à la morphogenèse.

Nous avouons donc notre scepticisme à l'égard de ces déclarations de TROLL (**42** : 3) : « Drei und *nur* drei Arten von Organen sind, die in mannigfach variert Gestalt im Aufban aller dieser Pflanzen immer wiederkehren : nämlich *Achsenkörper*, *Blatt* und *Wurzel*, die mäss auch als die *Grundorgane* angesprochen werden » (c'est TROLL qui souligne)[1]. Nous ne voudrions pour rien au monde enseigner à nos jeunes botanistes un dogme d'une fausseté aussi manifeste. Même sans parler de *Phyllanthus*, de *Chisocheton*, de *Guarea*, etc., TROLL n'a pu ignorer que même dans les plantes à cladodes (*Asparagus*, etc.), on constate (**28** : 61, fig. 28 (légende), 87, etc.) comme le démontre KAUSSMANN, « dozent » à l'université de Rostock que « am Anfang alle Flachsprossanlagen die Bildungselemente (Tunica und Corpus) eines normalen Sprosses aufweisen. Infolge der *gestaltlichen Aenderung* tritt eine Umbildung der Bildungselemente ein, so dass die weitere Histogenese in einem blattanaloge Sinne ergolgt (c'est nous qui avons souligné)[2]. C'est à notre sens une méthode déplorable que de considérer d'abord une bille de chêne, une feuille de laitue et une carotte pour prouver que le monde végétal ne comporte que trois « catégories », « Achselkörper », « Blatt » et « Wurzel ». Ce sont là les « catégories » que toute cuisinière connaît, mais qu'il faut extraire avec soin de la tête des aspirants botanistes[3] dès qu'ils entrent dans l'amphithéâtre.

1. « Trois et seulement trois sortes d'organes se retrouvent toujours avec dans la structure une forme variée à l'infini dans la structure de toutes ces plantes, à savoir le *corps axial*, la *feuille* et la *racine*, et par conséquent ils seront qualifiés d'organes fondamentaux. »

2. « Au début tout primordium de cladode présente les éléments formateurs (Tunica et corpus) d'un bourgeon normal. A la suite du *changement de forme* se produit une transformation des éléments formateurs de sorte que l'histogénèse ultérieure s'effectue dans le sens analogue à une feuille. »

3. La bibliographie botanique française est pleine de documents sur l'histoire des idées, mais les auteurs français contemporains ne semblent pas les connaître. Il y a un siècle environ LE MONNIER (Ann. Sc. Nat., 5e s., Bot. **16** : 302 (1872) écrivait vers la fin de son travail sur la nervation de la graine : « Ces conclusions, si elles sont adoptées, compléteront la théorie des métamorphoses telle que GŒTHE l'a introduite... ». Il est vrai, que, basée sur une distinction purement anatomique, qui seule subsiste, cette doc-

Source : MNHN, Paris

Nous n'insisterons pas davantage sur la question des *Phyllanthus* et de leur ramification, sauf à rappeler que les Fougères (*Gleichenia linearis*, MARCHAL, Adansonia, n.s., **5** : 243 (1965) les Lentibulariacées (**12***a* : 134 s; TAYLOR in Kew Bull. **18** (1) 1964) etc. présentent aussi des intermédiaires entre « branche » et « feuille », comme d'ailleurs bien d'autres groupes dès qu'ils sont étudiés à fond.

Mais nous examinerons en dernier lieu dans cette Introduction deux travaux, l'un de VERDUS (**45**), l'autre de PLANTEFOL (**34**), qui s'attachent à établir chez les Euphorbes une distinction fondamentale entre deux catégories d'épines : celles qui présentent deux « piquants » au bout d'un « podaire »subérisé (*Euphorbia triangularis*, *E. antiquorum*), et celles qui ont deux ou plusieurs « piquants » du type de l'*E. milii* (« *E. splendens* » auct. in err. induct.) et qui sont propres à Madagascar.

Nous chercherons, pour notre part, à distinguer les « épines » des « stipules », sinon les « hélices » des « orthostiques », revenant ainsi sur des sujets que nous avons traités déjà sans toutefois attirer l'attention des auteurs dont nous examinons les résultats ici.

On remarque, aussi bien chez GUÉDÈS ou BANCILHON que chez VERDUS ou PLANTEFOL, que l'on considère des « homologies » entre feuille végétative, carpelle, poil, stipule, branche, épine, que l'on affirme (GUÉDÈS) ou que l'on nie (VERDUS, PLANTEFOL).

Nous ne pouvons refaire dans ce court article, l'histoire complète des

trine ne présente plus aujourd'hui l'importance que lui attribuait son auteur; cependant au point de vue de l'exposition et de l'enseignement, elle conserve son intérêt en permettant de grouper des détails fort compliqués en eux-mêmes, et il ne faut pas oublier qu'elle a stimulé efficacement les recherches anatomiques ». Pour nous : 1. Toute la pensée française en botanique a été très longtemps dominée — grâce surtout à VAN TIEGHEM et à ses élèves — par les séduisantes imaginations de GŒTHE. 2. Il est bien regrettable que ces dernières aient servi de moule pour l'enseignement et l'exposition de la science, lui ouvrant ainsi des chemins aboutissant à des résultats futiles.

Dans le même travail de LE MONNIER, l'auteur défend son maître VAN TIEGHEM contre TRÉCUL qui contestait la démarcation absolue entre l'« axe » et l'« appendice » : « M. VAN TIEGHEM » écrit-il, « n'a jamais cherché à discuter la valeur des différences qui séparent la tige et la feuille; *il a simplement voulu donner une base fixe au raisonnement qu'on édifie à propos de la théorie des métamorphoses* » (c'est nous qui soulignons). « Il a cherché en même temps à remplacer par un critérium précis les semblants de preuves tirés de simples analogies, à substituer une méthode générale et toujours applicable à la méthode tératologique si souvent en défaut... *Peut-être en viendra-t-on un jour à étudier la structure de la fleur, du fruit et de la graine par la description pure et simple des différents tissus qui composent ces organes, de leurs rapports d'insertion et de forme, en abandonnant complètement les idées de Gœthe. Mais tant que l'on conservera, les formes de langage qui découlent de cette hypothèse générale, il ne peut y avoir que des avantages à posséder une définition précise de ce qu'on appelle la feuille* » (c'est nous qui soulignons). Voir aussi (**12***a* : 502, note). TROLL ne pense pas autrement aujourd'hui que VAN TIEGHEM en 1870. Ce dernier avait cependant entrevu une morphologie où la symétrie jouait un rôle; mais le plaidoyer de LE MONNIER revient à un cercle vicieux : on s'exprime avec GŒTHE parce qu'on pense avec lui, et inversement. La conception gœthéenne est, « congénitalement », impuissante à dégager un concept adéquat de la feuille (**12***a* : 571, 887-888, etc.). De même VAN TIEGHEM n'a jamais défini, avec la précision dont il se flattait, les limites entre l'axe et l'appendice. Il a été réduit à poser des définitions dont il doutait, pour conserver la théorie des métamorphoses et faciliter l'enseignement, aux dépens de l'exactitude.

Source : MNHN, Paris

«homologies» qui pèsent encore lourdement sur la pensée botanique[1]. Nous ne pouvons non plus éviter d'en parler, car ce que nous venons de rappeler amorce déjà d'importantes discussions. Puisque le poil conduit à la stipule, cette dernière à la feuille, celle-ci à la branche, au carpelle et à l'épine, pourquoi le poil de *Drosera* ne pourrait-il être homologue d'un tronc d'Érable, ou une noix de coco d'une stipule de Merisier? A ceux qui nous diraient : « Arrêtez! vous êtes fous! », nous répondrions : « Si vous êtes disposé à accepter comme sûre l'homologie du carpelle et de la feuille, rapprochant ainsi un concombre d'une bractée florale, pourquoi refuser de considérer comme homologues un noyau de cerise et un piquant d'Euphorbe?

Nous ne pouvons nous refuser à discuter des questions aussi importantes.

B. — DE L'« HOMOLOGIE »

Chaque génération de botanistes, est tentée d'adopter entièrement les idées de la génération précédente, ou au contraire de les refuser absolument. Ces attitudes sont l'une et l'autre mauvaises, et l'expérience semble montrer que l'héritage scientifique d'une époque est valable à peu près pour un quart.

Les trois quarts qui restent reviennent, pour chaque époque, à quelques « vedettes » parmi lesquelles GOETHE tient la place d'honneur. Il suffit de relire son bref « *Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären* » paru il y a aujourd'hui 180 ans, pour se rendre compte de son influence sur les morphologistes qui l'ont suivi. La pensée de VAN TIEGHEM, celle de TROLL, celle de EAMES en sont imprégnées, et aujourd'hui encore leurs disciples jugent leur morphologie et celle des autres d'après les axiomes forgés sous la férule du grand homme; ce qui s'en écarte est hétérodoxe pour ne pas dire pendable. Il est, non seulement ridicule, mais incroyable que ce dogme ait encore des adeptes fervents dont certains ne connaissent pas l'origine et la raison d'être.

Pour abréger, nous renverrons le lecteur par exemple à ARBER (**1**) ou à l'une de nos notes antérieures, ou encore à BAEHNI qui écrivait (**4**) : « La contribution de GOETHE, c'est d'avoir mis l'accent sur ces homologies (entre les différentes parties de la fleur) et d'avoir su diffuser ces notions dans le monde scientifique. L'ombre au tableau — et il en est à peine responsable — c'est que d'autres après lui se sont imaginé qu'il suffisait

1. Depuis la rédaction du présent article (décembre 1969), nous avons reçu une étude de HEINSBROEK, P. G., et VAN HEEL, W. A., Akad., Nederl., Vetensch. Proc. sér. C, 72, Botany n° 4 : 431, Amsterdam 1969, sur la vascularisation des étamines de *Victoria amazonica*. Les auteurs concluent: « *If attaching morphological value to the anatomical characters*, the parts investigated are note the simple laminar organs *they appear to be*, but rather flattened three-dimensional—possibly radial or unifacial—structures, of *unknown homology* (c'est nous qui soulignons). La morphologie de ces auteurs n'attend pour porter ses fruits que d'être intégrée à la morphogénie comparée et à la symétrie. Elle s'est déjà heureusement débarrassée des « morphological values », « homologies », etc., dont souffrent toujours les travaux d'autres auteurs.

Source : MNHN, Paris

d'attendre une illumination, une intuition, pour faire œuvre scientifique, or la science vraie, c'est-à-dire aussi celle de GOETHE, procède par comparaisons précises, par analyses ménagées avec soin, par contrôles incessants, par de patients recoupements... Nous sommes sur la branche descendante de la courbe qui représente l'évolution de la morphologie. Les derniers échos du coup de cymbale frappé par GOETHE se font entendre encore, mais ils ne nous parviennent plus qu'avec beaucoup de peine. Il reste au crédit du poète-philosophe d'avoir imprimé un mouvement extraordinaire à la science de la morphologie comparée, et d'avoir proposé, il y a un siècle et demi, une théorie qu'on n'a pas encore su remplacer ».

Pour nous, le fait est que la morphologie comparée, atteinte à sa naissance par le « coup de cymbale » de GOETHE, en est restée abasourdie. Sinon, nous ne serions pas aujourd'hui sur la « branche descendante » de l'évolution d'une morphologie qui mériterait alors d'être appelée scientifique. De bons esprits auraient surgi pour guérir la botanique du « coup de cymbale » d'un poète illustre, mais à d'autres titres. Ayant réfléchi plus de trente ans à l'œuvre de « M. DE GOETHE, botaniste », nous concluons que le barde germanique a vulgarisé dans un opuscule de quelques pages[1] une conception vulgarisatrice de la morphologie végétale qui a entravé la naissance d'*une véritable science de la morphogénèse*[2].

En voici une preuve : tout le monde admet aujourd'hui que les organes ovulifères des Conifères (Pins, Epicéas, Mélèzes, Génévriers, Ifs, etc.) proviennent de la « compénétration/fusion » de deux sortes distinctes d'organes : 1, un brachyblaste essentiellement stérile; 2, des axes ovulifères. Cette conception fondamentale s'étend à des ensembles aussi différents que la « baie » de l'If et du Genévrier, l'énorme « pomme » de certains Pins, à des écailles ovulifères très grossières ou très délicates. Fondée sur la vérité, cette notion se prête à des études poussées de morphologie, de morphogénèse, de phylogénie. Pour son bonheur et le nôtre, cette conception ne doit rien au « coup de cymbale » de GOETHE mais doit tout aux sérieuses

1. GŒTHE étant considéré par le plus connu des dictionnaires à grande diffusion comme un savant « de haute valeur », ce serait un antidote efficace contre le « coup de cymbale » Gœthéen de consacrer à l'Université une des premières leçons de morphologie à un commentaire sérieux du célèbre « *Versuch* ». Auguste DE SAINT-HILAIRE (Leçon de botanique : 15-16, 1841) avait raison de penser que cet opuscule exposait ses admirateurs à « prendre l'analogie pour l'identité, et même à rejeter des différences de fonctions aussi certaines qu'importantes parce qu'elles seraient le (fait) d'organes qu'ils ne distingueraient plus; il pourrait en un mot les conduire à l'*amorphe*, suivant l'expression un peu étrange du poète; et, il faut le dire, mieux vaudrait mille fois ne faire que distinguer ». Nous pensons comme SAINT-HILAIRE que c'est bien à l'*amorphe*, c'est-à-dire au désordre *dans la pensée* que le *Versuch* nous a conduits.

2. GŒTHE a rendu ainsi à la science à peu près le même genre de « service » que DARWIN. Ni l'un, ni l'autre n'ont avancé de données entièrement fausses, mais ils ont offert à des esprits peu préparés à en faire un usage critique un mélange de vrai et de faux dont l'attrait est merveilleux. C'est à ces grandes figures que la science doit un vocabulaire de mots imposants mais assez creux : homologie, parallélisme, adaptation, convergence, dont le rôle est de soulager l'esprit incapable d'aller au fond des choses. La logique la plus en éveil est impuissante contre eux ils sont si utiles à tous ceux qui ne peuvent s'offrir mieux qu'ils ne veulent s'en dessaisir à aucun prix. C'est bien à nos dépens que nous l'avons appris.

Source : MNHN, Paris

réflexions de véritables botanistes (cf. ARBER, **1** : 127 et s). Elle n'a pas été exempte de critiques, mais a fourni une base de raisonnement assez solide pour éviter les querelles acharnées auxquelles a donné lieu pendant un siècle et demi la « nature du carpelle », question où le « coup de cymbale » a retenti comme le tonnerre. Sûrs de l'infaillibilité du Maître, des centaines de morphologistes « orthodoxes » ont juré, depuis 1827 que le carpelle est une feuille métamorphosée portant des ovules sur la marge. Sûrs du contraire, des centaines de morphologistes, « hérétiques » hélas, ont affirmé qu'il n'en est rien. Nous croyons pouvoir conclure qu'*une question donnant lieu à d'interminables discussions pendant un siècle et demi et n'annonçant aucune solution positive dans l'avenir est fondamentalement mal posée. Il est inconcevable que la morphologie « moderne » de* GUÉDÈS (**23**) *puisse certifier que le carpelle est homologue d'une feuille végétative presque au moment où la morphologie, également moderne, de* MOCLIONO (**32**) *aboutit à un résultat opposé.*

En quoi consiste donc le concept d'« homologie » dont GUÉDÈS fait état? Nous le dirons un peu plus loin, mais nous pouvons déjà lui assigner des limites. Pour GUÉDÈS et les « orthodoxes » en général, un carpelle foliarisé ressemble à une feuille végétative ce qui doit établir que l'un et l'autre sont « homologues » et que le premier est une métamorphose de la seconde. Par contre, pour FOSTER, CROSS (cf. **19**, **12***a* : 511, 541) et pour nous, *la ressemblance ne suffit pas à prouver l'homologie.* Une écaille de bourgeons ressemble à une écaille quelconque mais on peut voir que certaines demeurent telles quelles, tandis que d'autres deviennent des feuilles de plus en plus « normales » quand le bourgeon se développe. On a montré que le passage de l'écaille à la feuille est dû à un méristème ventral qui n'existe que chez certaines écailles. Pour CROSS, aucune homologie ne peut être acceptée entre les écailles à méristème ventral et les autres, et il s'agit en fait d'organes différents.

Cet argument nous semble échapper même à la critique des morphologistes « orthodoxes ». En effet si nous voulions, en nous prévalant de l'« homologie » : trichome-stipule-feuille-rameau, comparer un jeune embryon de *Quercus* à un pied de *Drosera*, nos « orthodoxes » eux-mêmes nous diraient qu'il est absurde de remonter à la première monade pour essayer de prouver qu'une baleine est un ciron métamorphosé : à chaque progrès morphogène la baleine devient plus baleine et le ciron plus ciron et les « homologies » dépendent de la présence ou de l'absence d'attributs que la saine raison — non pas ce qu'a écrit GOETHE à ce sujet en 1790 — est qualifiée pour apprécier. Dans cet esprit, CROSS a parfaitement raison de nier toute homologie entre une écaille à méristème « foliaire » ventral et une écaille qui n'en a pas. De même on niera qu'un carpelle puisse être homologue d'une feuille végétative, puisqu'ils n'accomplissent pas les mêmes fonctions et résultent évidemment de processus morphogènes différents. Un carpelle en virescence qui « redevient feuille » n'a rien à voir pour nous avec le « contrôle » hormonal ou autre qui agit sur la destinée d'un primordium pour en faire ou bien une feuille végétative, ou bien un carpelle : c'est là qu'est la véritable différence entre ces organes. Ce contrôle une

Source : MNHN, Paris

fois levé, carpelle et feuille peuvent converger morphologiquement de façon plus ou moins convaincante, ce qui ne peut étonner puisqu'ils sont tous deux dans une région de la plante soumise aux mêmes conditions. On ne dira pas pour autant que le carpelle est « homologue » de la feuille; ce serait parler un langage inexact[1]. *En effet en invoquant des « homologies » qui n'ont rien de précis, qui ne s'appuient aucunement sur telle ou telle fonction, qui partagent, ou non, tel ou tel méristème, ou ne peut aboutir qu'à construire des phrases.* C'est si manifeste que les plus « orthodoxes » des morphologistes, par exemple LEINFELLNER, auquel se réfèrent ROHWEDER et GUÉDÈS (**36**), refusent parfois et peut-être souvent de proposer des « homologies » qui devraient pourtant leur paraître bien établies. LEINFELLNER (**12***a* : 542) est bien d'avis qu'on ne peut invoquer d'homologie entre pétales et staminodes, et en donne des raisons (**29** : 404) qui rappellent celles que CROSS invoque pour nier l'homologie entre écailles à méristème foliaire et écailles sans ce tissu. « Die verschiedenen, in ihrer äusseren Form die normalen Kronblätter *oft täuschend nachahmenden Zwischenbildungen haben aber mit den echten Kronblättern nichts gemein*, denn sie zeigen bereits einen hohen Grad von morphologischer Spezialisierung, während die Trennung der Entwicklungswege der Staub-und Kronblätter innerhalb der Ontogenese sehr früh erfolgt, nämlich bevor irgend eine Differenzierung eingetreten ist » (c'est nous qui soulignons)[2]. Cependant, en bon « orthodoxe », LEINFELLNER ajoute aussitôt : « Nur die peltaten Kronblätter haben die erste Phase ihrer Ontogenese mit den Staubblättern gemeinsam » (seuls les pétales ont la première phase à leur ontogénèse commune avec les étamines). L'« homologie » ne perd pas tous ses droits grâce aux pétales peltés et aux étamines.

Ne voulant pas « couper » à notre tour l'« homologie » en « quatre », nous dirons cependant que pour nous la « peltation » signalée par LEINFELLNER amorce une transition entre « pétale » et « étamine » à la façon

1. Ces réflexions ne sont pas nouvelles, et SAINT-HILAIRE les proposait déjà il y a cent cinquante ans. Nous rappellerons encore ces mots du même auteur (*loc. cit.*) : « La théorie de GŒTHE avait été bien longtemps négligée, et depuis dix ans (1830) il n'a peut-être pas été publié un seul livre organographie ou de botanique descriptive qui ne porte l'empreinte des idées de cet écrivain illustre. Je ne le dissimulerai cependant point : cette théorie qui explique d'une manière si satisfaisante l'organisation extérieure du végétal, est accompagnée d'un danger que GŒTHE lui-même n'avait pas craint de signaler, et auquel il n'a pas su toujours échapper entièrement. Le botaniste qui ne voudrait voir qu'un seul côté des choses, elle pourrait facilement le conduire à prendre l'analogie pour l'identité, et même à rejeter des différences de fonctions aussi certaines qu'importantes ». Ceci est très juste : la théorie de GŒTHE en effet a profondément influé sur toute la botanique à partir de 1827 (**12***a* : 402); et, ancrée au plus profond d'elle grâce à l'appui de A. P. DE CANDOLLE et de VAN TIEGHEM entre 1827 et 1914, et de presque tous les morphologistes d'Allemagne jusqu'à nos jours. Elle est toujours là, poussant quiconque n'est pas mis en garde à « prendre l'analogie pour l'identité » avec tout ce qui en résulte. On ne guérira pas de cette maladie avant d'avoir bien reconnu son « virus ».

2. « Les différentes pièces intermédiaires, ressemblant souvent à s'y méprendre, dans leur forme extérieure, à des pétales normaux, n'ont pourtant rien de commun avec les véritables pétales. En effet, elles présentent déjà un haut degré de spécialisation morphologique, alors que les modes de développement des étamines et des pétales dans l'ontogenèse se distinguent très tôt, avant même aucune espèce de différenciation.

Source : MNHN, Paris

des poches sécrétrices des pétales de Renoncule, des « appendices ventraux » de l'étendard des Légumineuses (**22**) ou des altérations de coloris si fréquentes à la base de la face interne des pétales dans de nombreuses familles, etc. On connaît aussi des étamines parfaites qui ne donnent pas de pollen « viable ». L'« homologie » entre le pétale et le staminode n'est donc pas impliquée par la peltation du premier. Il est possible qu'un des grands concepts de la morphologie « orthodoxe » permette d'accorder à la peltation des qualités qui nous échappent encore, mais nous ne voyons pas pourquoi LEINFELLNER l'invoque ici. Même si nous étions disposé à admettre la « métamorphose » et les « homologies », les questions suivantes resteraient posées : 1) Quelles sont les causes et les conditions de la métamorphose? 2) Par quelles techniques, quelle méthode, au nom de quel critère peut-on en définir les degrés? L'analogie n'est pas l'identité; encore moins l'apparence peut-elle être une preuve, sinon le soleil tournerait encore autour de la terre.

On conçoit qu'un jeune esprit sérieux aspirant à tracer un sillon en botanique morphologique se sente mal à l'aise et hésite à choisir entre l'« orthodoxie » et l'« hérésie ». Il voit que tel auteur assure que le carpelle est l'homologue de la feuille végétative sans définir la feuille de façon précise; tel autre assure que le carpelle est tout autre chose qu'une feuille, mais s'entend répondre que la méthode histogénétique qui le confirme est trompeuse, et que GOETHE, après tout, apporte une explication élégante et simple à l'image de bien des lois valables et qu'il suffit peut-être d'interpréter. CROIZAT lui, est inspiré par le mauvais Esprit, ROHWEDER a la chance de posséder la faveur de l'Esprit juste[1]. Il est ridicule de se demander si une observation « travaille » pour ROHWEDER ou pour CROIZAT; ce n'est pas ainsi qu'on arrachera à la Nature ses « secrets ». On entreprend une étude comme on peut, nullement comme on veut, en employant n'importe quel moyen, n'importe quelle technique, n'importe quelle méthode qui semble pouvoir donner des résultats intéressants pour expliquer les faits que l'on cherche à éclaircir. A ce jeu, chacun peut se tromper et avoir

1. La pensée botanique est aujourd'hui dans un tel désarroi qu'il est souvent impossible de se comprendre sur les questions les plus simples. Nous venons (mars 1972) de recevoir un travail (extrait) de ROHWEDER et TRE-KŒHNE (dans Viertelj. Naturforsch. Gesellsch., Zürich, **116**-2 : 195, 1971), où nos collègues helvétiques nous accusent avec NOZERAN, EMBERGER et MEEUSE (coopération imprévue) de n'avoir rien compris à l'inflorescence de *Houttuynia*. Nous serions heureux d'examiner ici même les arguments des auteurs, mais la chose n'étant pas possible, nous dirons seulement : 1) Le schéma de la fleur de *Magnolia* qui a suscité la critique de ROHWEDER (cf. sa bibliographie, sous : CROIZAT) veut indiquer seulement qu'en variant la position des étamines dans la fleur, on en fait une inflorescence, ce qui est évident; 2) ROHWEDER et TREU-KŒHNE sont parfaitement d'accord avec nous lorsqu'ils disent, par exemple (*op. cit.* : 211) : « The terminal flower is not composed of monomerous lateral flowers, but of fertilized bracts, i.e. it is a peloria-like structure rather than a pseudanthium ». Nous en étions là au plus tard en 1960 (**12***a* : 293, fig. 95-C, 296, fig. 36, etc.). Nous avouons être incapable de saisir la différence entre une structure pélorée et un pseudanthe quand il est évident que les deux n'en font qu'un (*op. cit.* : 296, fig. 36-C). Nous avons développé avec précision les observations présentées ici brièvement (Mem. Soc. Brot. **23**, 1973).

Source : MNHN, Paris

raison à tour de rôle, et chaque cas doit être contrôlé, mais tout est perdu si l'on remplace une méthode efficace de travail, et dès le début, par des mythes et des superstitions. C'est GOETHE qui l'assure? Très bien... allons voir!

Revoyons en effet comment GUÉDÈS vérifie que le carpelle est homologue d'une feuille végétative, et laissons au lecteur le soin de conclure.

C. — DE « L'HOMOLOGIE » DU CARPELLE ET DE LA FEUILLE VÉGÉTATIVE CHEZ *MERREMIA*

C'est avec plaisir que nous mettons au crédit de l'auteur du travail que nous allons analyser qu'il ne laisse pas ses lecteurs dans le doute. GUÉDÈS nous montre en effet (Fig. 1), on ne peut plus clairement (**23**; 153 fig. 7/I-II-III) de quelle manière s'établit l'homologie du « carpelle » et de la « feuille végétative » chez le *Merremia angustifolia*, espèce de Convolvulacées, objet de ses recherches.

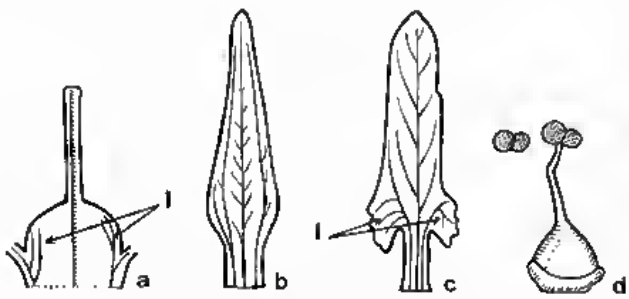


Fig. 1. — Les schémas **a, b, c** (d'après GUÉDÈS: **23** 152-153, fig. 7/I, II, III) démontrent « l'homologie du carpelle (I) et de la feuille végétative (III) » de l'avis de cet auteur. Les faisceaux latéraux *l* et *a* (carpelle) auraient la même valeur que ceux desservant en *c* les oreillettes de la feuille végétative; la figure **d** (*op. cit.*, 140 fig. 1/I) montre le « gynécée normal » de **Merremia angustifolia**. On remarquera : **1)** La courbure se faisant dans le haut du style; 2) en haut, à gauche, la différence entre les stigmates.

Il nous fait voir également (Fig. 2) le gynécée de cette plante (*op. cit.*, 140 fig. 1/VII à XI, etc.) avant et après la « métamorphose » qu'il subit dans l'état de virescence. Nous savons que GUÉDÈS tient aux « homologies » (voir **21** : 489, etc.), et — si nous étions enclins à adhérer à l'ordre d'idées de l'école à laquelle il appartient avec TROLL, ROHWEDER, RAUH (voir **16** : 345 s), etc. — nous pourrions aboutir sans peine avec lui à la conclusion que (**23** : 159) : « l'étude du gynécée normal et tératologique (phyllodique) montre l'homologie de chaque carpelle avec une feuille végétative et permet de le préciser avec assez de détail ».

Source : MNHN, Paris

Quelle qu'en soit la raison — nos lecteurs la découvriront bien — « l'orthodoxie » ne saurait nous attirer car aujourd'hui elle brille d'un feu moins vif même à Rome et à Moscou. Ils nous est impossible de souscrire aux prémisses de GUÉDÈS pour les motifs que voici : 1) Sa méthode de travail, « orthodoxe » au sens le plus certain du terme, ne dépasse aucunement les limites atteintes depuis très longtemps : c'est de l'anatomie des faisceaux qu'elle s'occupe surtout et avant tout. Cette méthode part du point de vue que c'est la vascularisation qui est la clé de voûte de l'organe.

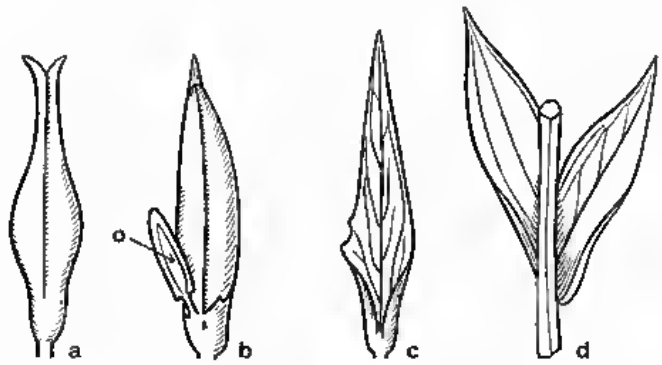


Fig. 2. — Le gynécée dimere de **Merremia** (a), affecté de virescence, se décompose en « feuilles » (d) en passant par les états « aberrants »; (b) (l'ovule est en *o*), et (c) (d'après GUÉDÈS, *op. cit.* : 140-141, fig. I/VIII, X, XI).

Pour nous, c'est plutôt l'organe qui forge sa vascularisation. Disons donc que la méthode de GUÉDÈS est absolument, ou presque, *morphologique*, tandis que, à notre avis, elle devait rêtre — pour être vraiment valable — autant *morphologénique* que *morphologique*. Si c'est l'organe qui est responsable de sa vascularisation, il convient évidemment de savoir comment, pourquoi, où l'organe se forme, quels sont ses rapports, etc.; 2) Naturellement, et d'après la conception qui la domine, la morphologie de GUÉDÈS ne s'occupe guère de symétrie et d'histogénèse. Nous n'aurons rien à dire au sujet de cette dernière dans ce très court article, mais nous ne manquerons pas de faire des commentaires au sujet de la première comme nous en avons donné un exemple (**12***a* : 732 s) il y a déjà dix ans.

Nous avons assez longuement écrit sur la symétrie (dont la phyllotaxie n'est qu'une branche : **11**, **12**, **13**), et nous avons en projet un article élémentaire en français sur ce sujet, que nous espérons faire paraître en 1973.

Il n'est donc pas nécessaire que nous donnions ici des précisions que nous avons déjà présentées en détail ailleurs et dont nous renouvellerons bientôt l'exposé. Tout ce que nous tenons à souligner est que l'absence totale de tout rappel à la symétrie dans les travaux de l'école dont TROLL est le pontife suprême est facile à expliquer. En effet, aucune des doctrines de TROLL lui-même sur le sujet (**14** : 86, fig. 78) n'est correcte : sa *Grundspirale* n'est que l'antique « spirale génératrice »; ses *Parastichen* ne sont

Source : MNHN, Paris

que des vues confuses de l'esprit. Nous reviendrons sur le sujet, naturellement, mais, dans l'entre-temps, ce que nous avons déjà publié est suffisant pour nous mettre à l'abri de faciles critiques.

Si au sujet du travail de GUÉDÈS, nous insistons sur la symétrie, en voici les raisons : 1) le style de *Merremia angustifolia* (Fig. 1, *d*) est courbe à son extrémité (**23** : 140, fig. 1/1), et les masses stigmatiques en sont inégales. L'ovaire coiffé d'un pareil style (**13**) est forcément zygomorphe, quoiqu'en suggèrent les apparences; 2) Ayant atteint son plein état (voir Fig. 2/*d*) la virescence des carpelles figurée par GUÉDÈS nous montre que ceux-ci s'insèrent à des niveaux différents sur un axe-support central à 5 faces. On pourrait soupçonner que l'un des carpelles-feuilles est à cheval sur 2 faces, étant accolé (ou sous-jacent?) à l'autre carpelle-feuille qui, lui n'est attaché qu'à une seule; 3) Nous ne savons pas si le croquis de la figure 1 - IX est tout à fait exact[1]. Il montre en tout cas que l'embrasure entre les 2 carpelles en cours de foliarisation est déjà beaucoup plus ouverte d'un côté que de l'autre.

Il n'est donc pas douteux que le gynécée, et partant la fleur de *Merremia* semblent être actinomorphes mais ne le sont aucunement. En « défaisant » l'ovaire, la foliarisation qui l'atteint prouve à l'évidence — ce qui est d'ailleurs confirmé par le style à l'état normal — que cette fleur est zygomorphe par sa partie centrale.

Nous n'en saurions rien de plus — GUÉDÈS est lui-même complètement muet sur ce sujet — si cet auteur ne nous avait pas renseigné au sujet de la symétrie du gynécée de *Merremia* grâce à une heureuse remarque faite en passant, et que voici (**23** : 139) : « Comme dans toutes les Gamopétales bicarpellées, le gynécée syncarpe est constitué de deux carpelles antéro-postérieurs. L'un, supérieur, est opposé au sépale 2, l'autre est situé entre les sépales 1 et 3 ».

Nous avons montré depuis longtemps (**12***a* : 638, fig. 73; 687, fig. 80, etc.) que le diagramme théorique de la disposition phyllotactique 2/5[2] aboutit à la « superposition » exacte entre les feuilles 1 et 6. Cette disposition n'est cependant pas réalisée dans le fait car, si jamais elle l'était, elle troublerait *foncièrement* l'ordre de construction de la stèle. En effet, amorcé par l'intercalation de la feuille 3 entre les feuilles 2 et 1, de la feuille 4 entre 1 et 2, de la feuille 5 entre 2 et 3, cet ordre doit se poursuivre, et se poursuit forcément, par l'intercalation de la feuille 6 entre 3 et 1 grâce à un décalage d'environ 30-36°. Ce décalage (voir notre Fig. 3/*a*) est la

1. On pourrait penser d'après la figure 1-XI de GUÉDÈS (notre Fig. 2-*d*) que les « carpelles-feuilles » en pleine virescence ne sont plus opposés, mais se rapprochent par une marge. Dans ce cas on supposerait un glissement du « carpelle-feuille » 3-6-1 (voir Fig. 3-*b*) vers la position 1, par exemple. Malheureusement, les schémas de notre auteur étant rudimentaires du fait que ce n'est que l'« homologie » qu'il poursuit, on ne peut rien tirer de positif à notre sens.

2. Cette disposition est une de celle qui, dans le langage de Plantefol et de son école sont dites à « 2 hélices ». Nous avons exposé ailleurs les raisons qui nous empêchent de faire emploi de ce langage (*op. cit.* : 672 s.). Nous y revenons dans un article de prochaine publication.

Source : MNHN, Paris

prosenthèse, fait déjà reconnu en 1837 par les frères BRAVAIS, mais jamais expliquée à ce jour[1].

Ceci étant connu, plaçons sur un diagramme à 2/5 les carpelles de *Merremia*, d'après les indications qu'en donne GUÉDÈS. Nous verrons aussitôt que : 1) Entre les sépales 1 et 3 se loge un sixième membre en état

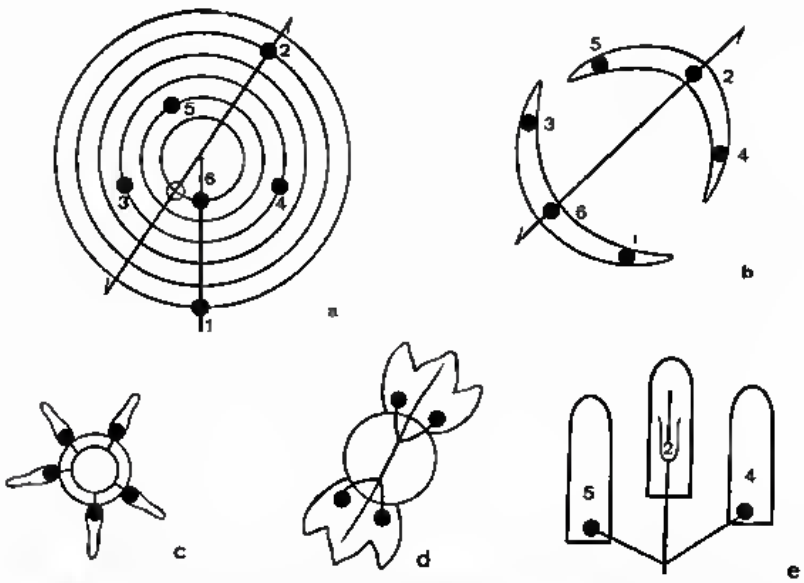


Fig. 3. — **a**, Diagramme « classique » de la symétrie à 2/5. L'arc de cercle entre 1 et 2 mesure 144° (= *distance angulaire* entre 1 et 2, 2 et 3, etc.). En théorie, 6 est « superposé » à 1; en fait, il en est écarté d'environ 36° (*prosenthèse*), ce qui le situe « en opposition » à 2 (144° entre 1 et 2), + 36° (entre 1 et 6 en prosenthèse) = 180°. — **b**, En se combinant, les éléments 3, 6, 1 et 5, 2, 4 respectivement produisent deux « écailles » opposées. — **c**, Diagramme d'un système à 6 écailles (celle en prosenthèse est indiquée par un triangle) dont 5 sont sous-jacentes à 1 ovule. — **d**, En se « fusionnant » les 6 écailles en donnent 2 (trilobées; en tout cas, d'origine 3-naire) avec 4 ovules, ce qui répond au type carpique de **Merremia**. — **e**, Les 3 écailles primaires 5, 2, 4, n'étant pas originellement au même niveau, se sont « fusionnées » autour du placenta (ovules en ronds noirs) sur une « surface totale » aplanie par « pélorisation » (voir le texte principal).

1. LOISEAU ne dit mot de la *prosenthèse* (30 : 17) sinon à titre, dirait-on, d'une astuce dont la « Théorie de la Spirale génératrice » se prévaut afin de comprendre les dispositions verticillées dans son schéma unitaire. Nous ne pensons aucunement comme lui. Cet auteur reconnaît d'ailleurs comme certain le « fait curieux » que les angles de divergence tendent (*op. cit.* 17, note) à une valeur de 137-138°. En admettant ce « fait curieux » comme certain, LOISEAU admet la prosenthèse au même titre. En effet, l'angle de divergence *théorique* de la disposition 2/5 est de 144°, son angle réel d'entre 137-138°. La différence entre 144° et 137-138° étant d'environ 6°, le décalage se faisant entre les feuilles 1-5/6 est d'environ 6° × 5 (ou 6), c'est-à-dire, de 30-36°, ce qui représente précisément la valeur de prosenthèse. La *prosenthèse* n'est pas toujours visible dans le feuillage (voir 1*a* : 638, fig. 73-*b*), mais joue un rôle essentiel au sein de la stèle, car c'est à elle qu'est due (*op. cit.* : 683, fig. 79; 687, fig. 80-D; etc.) l'intercalation régulière des faisceaux foliaires dans l'anneau central. Il est frappant qu'un fait de cette importance, ait échappé à l'attention de milliers d'auteurs, lesquels ont pris la prosenthèse pour une vue de l'esprit ou n'en ont dit mot.

Source : MNHN, Paris

de prosenthèse. Ce membre est le premier d'un deuxième cycle ; 2) Le sépale 2 est situé à environ 144° (= distance angulaire théorique) du sépale 1. Les sépales 1 et 2 ne sauraient donc s'opposer à 180°. L'opposition se vérifiait au contraire normalement entre le sépale 2 et un sépale surnuméraire (c'est-à-dire, amorçant une nouvelle série 6-11, dont les membres 7-11 ne sont pas réalisés), sépale ainsi placé entre 3 et 1 que montrent nos schémas (Fig. 3/*a* et 3/*b*).

En dépit de sa simplicité, cette constatation est d'une extrême importance pour l'analyse de la symétrie florale en général. S'il est facile de concevoir que, dans un système quinconcial (c'est-à-dire, à symétrie 2/5), on atteint sans difficulté un système trimère par suppression des deux derniers membres, 4 et 5, il est moins facile de passer à un ensemble à 1/2 en partant d'un ensemble à 2/5. S'il est exact, ainsi que GUÉDÈS le dit, que le plan du gynécée de *Merremia* est celui même des Gamopétales bicarpellées (ce qui nous paraît probable[1], le schéma de notre figure 3/*b* acquiert une valeur qui ne saurait échapper à nos sagaces lecteurs.

Sans nous soucier pour l'instant de ce que saura en dire l'avenir, nous constaterons que le plan du gynécée de *Merremia*, etc. nous fait entrevoir deux stades. Dans l'un que l'on pourrait supposer primitif (Fig. 3/*c*) nous sommes en face d'un strobile ♀ à symétrie 2/5 (ou dérivées : 3/8 5/13, 8/21, etc.) ce qui n'est aucunement une différence sérieuse) dont chapue « écaille » simple est sous-jacente à 1 ou plusieurs « ovules ». Dans l'autre (Fig. 3/*d*), 6 « écailles » s'associent 3 par 3 en formant 2 « écailles composées »[2] dont le secteur central est stérile, les latéraux sous-jacents à 1 ovule chacun (dans le cas de *Merremia*). Le strobile primitif a donc subi une réduction à 2 secteurs en même temps qu'une « refonte » qui a placé ces 2 secteurs sur le même plan et au même niveau. Des « métamorphoses » de ce genre présupposent une « réduction » et une « transformation » totale du strobile primitif ce qui, selon notre manière d'interpréter les faits, trouve sa contre-partie dans la *pélorie* couronnant la hampe florifère de *Digitalis*, par exemple, par une *fleur pluricarpellaire actinomorphe* (17 : 27-28) à partir de la mise en « refonte » de *fleurs normalement bicarpellaires zygomorphes.*

1. Trop souvent, les circonstances nous ont empêché de développer à fond nos discussions. Tout ce que nous pouvons ajouter ici est que l'« axe de symétrie » qui joint les positions 2 et « 1/3 » dans *Merremia* et les Gamopétales bicarpellées est inversé dans le sens 3-« 2/4 » selon Matzke (voir 12*a* : 745, fig. 90-D), dans les *Stellaria*. Il y a dans ces observations du travail pour une génération d'habiles étudiants de la morphogenèse et de la morphologie végétales. Bien que paraissant « énormes » etc. (voir l'opinion de MARTENS (31) nos travaux ne sont que l'amorce d'une œuvre de très grande envergure dans plusieurs champs dont prendront soin nos successeurs. Nous ne sommes qu'un humble pionnier.

2. Nous aurions beaucoup à dire que l'association et la dissociation entre « écailles », « membres foliaires », etc., que nous ne faisons que mentionner dans ce petit article. La bibliographie au sujet est imposante, mais comme il faudrait la commenter, le plus souvent en détail, nous ne pouvons nous en occuper ici. Rappelons en tout cas que COSTERUS (8) rapporte la présence chez *Rhododendron* de « pistils » plus ou moins monstrueux à l'intérieur ou à l'extérieur de l'ovaire normal, de « très petits carpelles » plaqués contre la face externe des carpelles « légitimes », etc. C'est de la pélorie mal venue que ces manifestations.

Source : MNHN, Paris

Nous ferons aussi la remarque que, dans l'écaille composée 5-2-4, les écailles composantes 5 et 4 sont intérieures à l'écaille 2 alors que, dans l'écaille composée 3-6-1, les écailles composantes 3 et 1 sont extérieures (sous-jacentes) à l'écaille 6. Il nous semble qu'un tel fait indique que la « fusion » des écailles 5-2-4 et 3-6-1 respectivement est due surtout à l'intervention des placentas (Fig. 3 *e*) ayant joué le rôle de « points de ralliement » par rapport à des écailles composantes placées à des niveaux différents. On en conclura — ce qui n'a rien de nouveau pour nous (voir l'analyse de la fleur de *Parnassia* (**12***a* : 732 s) à laquelle nous avons été amené par les données de MARTENS) — que *la symétrie, mieux encore, l'agencement en totalité, du gynécée est déterminé par les organes porteurs d'ovules, indépendamment des « carpelles »*. Nous montrerons dans un prochain article que la phyllotaxie est elle aussi déterminée par l'organe qui, dans la feuille, en forme la nervure centrale (voir à titre de prélude **12***a* : 706, fig. 82; **714**, fig. 85). On sait que certains auteurs par exemple HUNT (**26**,1*a* : 376, 501 note; etc.) ont reconnu dans le « carpelle » : « A dichotomous branch-system[1] », aucunement une « feuille à ovule ». « Branche ou feuille » quel qu'il puisse être, le « carpelle » de *Merremia* suggère en effet un « placenta » dichotome (fig. 3 *e*) « transfusé » dans une « écaille composée ». Si l'on nous reprochait qu'une telle manière d'envisager le « carpelle » et ses rapports avec le « placenta », en faisant de ce dernier un système d'axes ovulifères, est une vue de l'esprit que rien n'appuie, nous dirions que : 1) VAN TIEGHEM lui-même, et personne jamais ne plus fut « orthodoxe », admettait que le placenta des Tropéolacées, Primulacées, etc. (**12***a* : 486, note) consistait

1. Les idées de HUNT (**26**) mériteraient un article à part. Pour cet auteur, le carpelle tire son origine : « Ultimately from a dichotomous branch system », mais : « More immediately... from a palmate structure of 3 main lobes »; en quoi HUNT, GUÉDÈS (paraît-il) et nous-mêmes sommes d'accord. Pour nous, HUNT a raison là où il dit : « Leaf and carpel are both considered to have evolved *along independent lines of specialization* from this primitive 3-lobed appendage » (c'est nous qui soulignons). Cet auteur prête à PAYER, 1857, l'opinion que : The carpel is a carpellary leaf inserted by its base on the two branches of a bifurcate axis carrying the ovules ». Cette définition ne s'oppose aucunement aux données de notre figure 3*e*, et il n'est aucunement obligatoire de l'entendre au sens que le carpelle est homologue d'une feuille végétative dont les régions ovulifères ne sont que les nervures. Pour nous, PAYER a assez bien vu en 1857, HUNT n'a sûrement pas tout mal vu en 1937, et il nous semble que mettre au point leurs idées et les nôtres *pour l'essentiel* ne présente aucune difficulté sérieuse. Malheureusement, tout s'aigrit et tourne, dès que « l'orthodoxie » s'en mêle en exigeant la préséance d'une idée à titre d'« orthodoxe ».

Une dernière remarque s'impose, qui, à notre point de vue, est d'une extrême importance : le « carpelle » n'est *aucunement* un organe unitaire, une « feuille métamorphosée » portant ovules au long (ou au voisinage) de ses marges. C'est, bien au contraire, un organe composé dont font partie : 1) Une ou plusieurs « écailles », homologues de celle d'une « pomme » de conifère (c'est-à-dire de nature complexe); 2) Un ensemble « placentaire » et ovulifère *essentiellement* indépendant des « écailles » qui sont au-dessous. Notre manière d'entendre le « carpelle » ne date pas d'hier (voir **12**, **13**, etc.) nous y sommes revenu récemment *avec force* (Mem. Soc. Brot. **23**, 1973).

Nous tenons à préciser notre point de vue dans le but d'éviter toute ambiguïté. Nous sommes au courant, en effet, de mots et de phrases qui, pris à contresens, font dire à un auteur ce qui n'est assurément pas dans ses véritables intentions. Il peut même arriver qu'une phrase, qu'un mot malheureux — dont l'auteur est coupable sans le vouloir — prête à des confusions qu'il importe d'éviter.

Source : MNHN, Paris

en « rameaux ». C'est bien ce que MOELIONO (**32**) vient de confirmer en ce qui concerne les Primulacées, etc.; 2) L'étude de la placentation du genre *Datura* — dont la fleur est gamopétale et foncièrement « bicarpellée » — a amené SATINA à conclure (**38** : 147) que les carpelles, parois carpellaires et placentas de ce genre important semblent bien être : « Not foliar but rather axial in nature »; 3) La placentation de *Erycide* (Convolvulacées, **33** ; 405, 410, fig. 11) est « basale » et comprend de **4** à 5 (ce cas est rare) ovules. L'ovaire et le style (surtout) de *E. sapotacea* font entrevoir un ovaire à 5 « carpelles ».

La « transfusion » que nous envisageons du placenta dans le carpelle (Fig. 4 /*a*, *b*) n'a rien d'inusité : elle se vérifie, en tant que processus morphogène, non seulement entre l'axe ovulifère et l'écaille des Pins, Sapins, etc.

Fig. 4. — **a**, Écaille dans laquelle s'est « transfusé » le placenta. — **b**, Écaille sous-jacente à un placenta « libre ». *Observation :* Les combinaisons placenta /écaille *a* et *b* sont la conséquence de différences de *détails anatomiques* aucunement de *différences morphogéniques profondes*. On ne voit pas, le bon sens aidant, pourquoi une différence de ce genre a donné lieu — pendant plus de 150 ans ! — à d'inexplicables différends entre morphologistes se disant « orthodoxes » — pour lesquels seul le schéma **a** est admissible — et leurs collègues ayant à faire avec des « carpelles » qui montrent tout autre chose, un « placenta libre » selon le schéma **b**, par exemple.

— sans pour cela se vérifier chez les Cupressacées en général — mais encore entre le spadice et la spathe des Aracées (voir la série *Lysichiton-Caladium-Spathanthum*) etc. **12***a* : 987, fig. 125/A III; 994, note; *op. cit.* **12***b* : 1702, fig. 201). L'exclure d'office dans le cas du « carpelle » et du « placenta » des Angiospermes est abusif, d'autant plus que les auteurs de quelques poids (STERLING, par exemple, **40**; quoiqu'en pensée GUÉDÉS, 21), l'ont nettement suggéré[1].

En tout cas, et quelle que puisse être la manière dont on envisage ces questions, la thèse qui fait du « carpelle » l'homologue d'une « feuille végétative » ne vaut guère mieux — si ce n'est bien moins — que les preuves de toute sorte qui s'y opposent. Nous pourrions ajouter à leur poids et à leur volume une foule de rappels, mais nous n'en voyons aucunement la nécessité; il est en effet évident que ceux qui vivent toujours avec TROLL

1. Remarquons que la « transfusion » d'organes sexuels dans la « bractée » sous-jacente n'est aucunement l'apanage des plantes supérieures. Elle se vérifie également par exemple chez *Tmesipteris*. SYKES en fournit des cas variés (**41** : 84, fig. XIII) (**12***a* : 308, fig. 37-C). Persister à dire que la « transfusion » est impossible, etc., est entièrement en contradiction avec ce que montre la Nature.

Source : MNHN, Paris

et d'autres dans l'ombre de GOETHE sont à court de données histologiques — (ce que, de façon, très générale, FOSTER leur reprochait avec raison il y a environ trente ans, **19**) — et fort peu au courant de la symétrie. Cette carence est sérieuse.

Sans pour cela prendre ici parti entre les amis et les ennemis du « carpelle » de GOETHE — notre rôle est surtout de rapporter dans cet article des faits et leur interprétation, en général, bien entendu, nous ne voudrions pas être rangé parmi les premiers — nous nous permettons de suggérer à nos lecteurs qu'*il est utile à la botanique* de mettre fin à la confusion de prétendues « orthodoxie » et « hérésie », en admettant que, par principe, Placenta et Carpelle sont des organes indépendants. En leur accordant l'indépendance nous ne sacrifions aucunement le droit de les associer et de les dissocier. Ce à quoi nous visons — si jamais la chose est possible — est de mettre enfin terme à des querelles inutiles, et à des méthodes de travail qui, « très recommandables » lorsqu'il n'est question que de chercher « midi à quatorze heures », des « homologies », des « métamorphoses », des vertus orthodoxes et des crimes d'hérésie, nous font autrement piétiner sur place et perdre un temps précieux. Rien, par exemple, de plus simple que la symétrie, mais rien aussi qui n'ait été plus abominablement traité depuis le jour où — ce fut en 1515! — Léonard DE VINCI observa que dans beaucoup de plantes la feuille 6 est située au-dessus de la feuille 1.

L'analyse d'ailleurs fort sommaire, que nous venons de terminer fait appel à des considérations de symétrie qui, elles aussi, n'ont rien de nouveau pour nous (voir **12***a* : 666, fig. 77; 679, fig. 78; 683, fig. 79; 687, fig. 80; 694, fig. 81; 706, fig. 84; 732 s, etc.), mais ne se rencontrent que par exception dans la bibliographie botanique en raison de l'incroyable confusion qui l'afflige pour tout ce qui concerne la phyllotaxie. Nous souhaitons vivement que cet obstacle soit levé, ce à quoi nous destinerons un travail prochain. Rien de plus aisé en effet, que la symétrie prise du bon côté, c'est-à-dire à partir des *symétries minima* 1/2 et 1/3, dont la somme en mathématiques reviendrait à 5/6, mais en phyllotaxie à 2/5. Voici comment : 1/2 est le symbole de 1 tour à 2 feuilles, 1/3 de 1 tour à 3 feuilles; d'où 2/5 est le symbole de 2 tours à 5 feuilles, revenant à 2/5 feuilles par tour. La symétrie à 2/5 est donc intermédiaire entre les symétries 1/2 et 1/3 dans la série : 1/2 — 2/5 — 1/3. Il s'ensuit que : 1 tour à 2 feuilles + 1 tour à 3 feuilles = 2 tours à 5 feuilles, c'est-à-dire : 1/2 + 1/3 = 2/5. Les symétries à 3/8, 5/13, etc. faisant suite à la série 1/2; 1/3, 2/5 reviennent elles-mêmes à : 2/5 (= 1/2 + 1/3 + 1/3 = 3/8); etc. On en déduit que: 1) Toute la « Hauptkette » (série phyllotaxique primaire) : 1/2, 1/3, 2/5, 3/8, 5/13, 8/21, etc. tourne autour de feuilles opposées par paire (1/2) et disposées par combinaison en « verticilles » 3-mères (1/3); 2) Tout système composé de $n + 1$ membres tend à revenir par combinaison, suppression, etc. à 1/2, 1/3, 2/5 (*Loi des Symétries Minima*; voir **13** : 757 s); 3) Les « fractions » de la symétrie (1/2, 1/3, 2/5. etc.) ne reviennent évidemment pas à celles des mathématiques pures, en dépit de tout ce qu'on en a assuré, et en assure toujours; 4) Il y a de cela *145 ans*, un Français, DUTROCHET (**11** : 176) s'était rendu compte que : « Le nombre 2 est le fondement

Source : MNHN, Paris

de toute l'arithmétique végétale; c'est de lui que dérivent par « *dissociation* » les nombres premiers 3 et 5 et par « *déclinaison* » le nombre premier 7 ». Ayant bien vu, il est tombé dans l'oubli sur le champ pour faire place aux notions fumeuses d'une foule d'auteurs qui n'ont en fait rien compris.

Laissons ce sujet (voir **12***a* : 633 s) et revenons aux thèmes de GUÉDÈS. Il nous dit (**21** : 493) : « La portion ovarienne du carpelle correspond à la base foliaire » (*op. cit.* : 491); « La majeure partie de l'écaille lui correspond (*lui correspond* = correspond à la base de la feuille (« Unterblatt »). Le rudiment d'« Oberblatt » qu'elle porte correspond à celle de la feuille ».

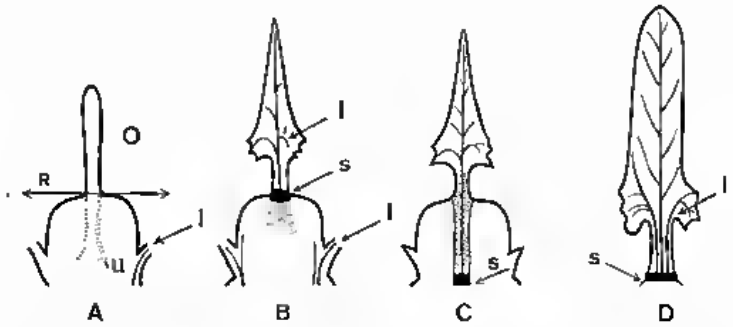


Fig. 5. — Nous figurons en **A** le « carpelle-type » de GUÉDÈS (voir note fig. 1 /*a*), lequel se partage en *Unterblatt* /région de la cavité ovulaire (en dessous de la ligne *R*), et en *Oberblatt* / pétiole — lame foliaire (en dessus de cette ligne). *U* et *O* indiquent ces deux régions, *l* sont les faisceaux desservant l'appareil ovulifère (indication omise sur le côté gauche du « carpelle »). — **B**, Le « carpelle-type » de GUÉDÈS portant pétiole et limbe tirant origine de l'articulation supère *S*. — **C**, Le même, dans lequel pétiole et limbe sont issus de l'articulation *S* (ici infère). — **D**, Le même, avec *Unterblatt* réduite à une simple articulation / cicatrice foliaire. L'articulation est completement banale et le pétiole est, naturellement, exstipulé. — *Observation* : En aucun cas les faisceaux latéraux (*l*) du « carpelle-type » de GUÉDÈS ne sont « homologues » de la vascularisation de l'oreillette du limbe de la feuille. De ce point de vue nous contestons formellement les conclusions de ces auteurs.

En rapportant ces indications au schéma (Fig. 5/A) qui amorce, selon GUÉDÈS, la « métamorphose » du carpelle de *Merremia* en « feuille végétative », nous ne pouvons douter de ce que cet auteur entend par « écaille » « portion ovarienne », « Unterblatt » et « Oberblatt », et là nous sommes parfaitement d'accord avec lui. Ajoutons que les auteurs sont, en général, eux aussi d'accord pour trouver à « l'écaille » trois parties, centrale et latérales[1], dont la première donne, par évolution secondaire, le pétiole et le

1. Le « phyllome primitif » (qui ne se distingue aucunement au « télome primitif » : on sait en effet qu'au niveau des Psilophytales, les trois catégories « classiques » (axe, feuille, racine) ne se différencient pas encore, la « feuille originale », etc., ont constitué le sujet d'innombrables travaux que nous ne pouvons rappeler ici même en passant. Le fait est cependant que, dans ces travaux, on revient avec beaucoup d'unanimité au concept d'un « membre foliaire » (réel ou apparent; pour HUNT, on le sait (26), le carpelle est « télome »), *composé de trois parties*, que ce soit « écaille », « carpelle » ou « feuille » dont il est question dans le cas particulier envisagé. Brouillé à souhait par des auteurs à court de *principia botanica*, le Problème de la Feuille assure aujourd'hui encore aux chercheurs capables de l'affronter en toute liberté un champ sans limites. C'est, au fond, le problème fondamental de toute la botanique. Nous nous en occuperons prochainement.

Source : MNHN, Paris

limbe de la feuille végétative, les deux latérales les stipules (dans le cas de « l'écaille-carpelle » ces parties sont normalement ovuliféres). Il semble bien que le secteur médian soit absent chez *Quercus*[1].

ROTH nous dit (**37** : 245) que le pétiole est issu autant de l'*Unterblatt* que de l'*Oberblatt* selon le cas. Elle ne peut avoir tort puisque c'est TROLL lui-même qui nous montre (sans pour cela en dire mot) comme le pétiole chez *Berberis* prolonge l'*Unterblatt*, faisant place seulement à son extrémité supérieure à l'articulation qui le sépare du limbe (**42** : 163, fig. 154/II à X); ou bien qu'il fait partie de l'*Oberblatt* (*op. cit.*: 162, fig. 162/IV; voir également **12***a* : 990, fig. 110), auquel cas l'articulation s'insére entre la partie inférieure du pétiole et l'*Unterblatt*.

Il est franchement curieux que personne ne semble s'être sérieusement occupé après LECOMTE (**12***a* : 205, note) du problème capital des « articulations » (y inclus les « nœuds doubles » (**27**) dont l'importance est majeure dans de nombreuses plantes (**12***a* : 987, fig. 125; 989, fig. 126, etc.). Nous n'avons aucunement la prétention d'aborder de pareilles questions dans ce petit article, mais, *à titre informatif!*, nous pensons pouvoir souligner ce qui suit[2] : 1) L'articulation entre l'*Unterblatt* et l'*Oberblatt* se situe parfois à l'extrêmité supérieure de la premiére (*Berberis*; voir ci-dessus); 2) Elle peut être entre l'*Unterblatt* et la tige-mére, mais souvent de telle façon que les stipules persistent sur la tige dont elles représentent une « énation corticale ». Le pétiole tombe dans ce cas plus ou moins au ras de la base des stipules.

Revenons maintenant au schéma de note (Fig. 5/A), qui selon GUÉDÈS amorce la « métamorphose » du « carpelle » en « feuille végétative » chez *Merremia*. Plaçons une articulation entre l'*Unterblatt* et l'*Oberblatt*, et nous en tirerons le schéma de la figure 5/B; les oreillettes de la feuille végétative ne correspondent aucunement dans ce cas aux parties ovuliféres de l'*Unterblatt* ainsi que cet auteur le voudrait.

Articulons maintenant le pétiole à la base de l'*Unterblatt* d'accord avec les indications de GUÉDÈS. Il ne s'en suivra aucunement (fig. 5/C) que les oreillettes de la feuille soient homologues des côtés ovuliféres de l'*Unterblatt*. En effet, et d'accord une fois de plus en ceci avec cet auteur, c'est bien l'*Unterblatt* qui correspond à la partie ovulifére du carpelle. Or (Fig. 5/D), les oreillettes de la feuille végétative reviennent à l'*Oberblatt*, aucunement à l'*Unterblatt* : le pétiole se prolongeant *au-dessous* de ces oreillettes suffit à l'établir[3].

1. Plutôt que véritablement absent il pourrait avoir été transféré au soubassement (**12***a* : 1065, fig. 136).

2. Nous écrivions, il y a de cela 30 ans (**9**), un article au sujet des « *nerving centers* » de la feuille, article qui, publié en Chine, a disparu depuis de la circulation sans que personne en ait fait état. Il n'est qu'une ébauche, mais pas au point de mériter d'être mis aux oubliettes. Tout ce que nous en avons gardé consiste en deux ou trois extraits. Des originaux en existent-ils encore en Chine? Nous l'ignorons.

3. Nous ferons remarquer que, dans un de ses travaux sur les organes carpiques de *Datura* (American Jour. Botany **31** : 502, 1944), SATINA a dit persuadé que : « The style is an emergence from the top of the carpel wall... The histological structure of the stylar wall reminds one of the petal and sepal which are foliar in nature ». D'autre

Source : MNHN, Paris

En admettant qu'il soit licite d'invoquer l'homologie entre le « carpelle » et la « feuille », on ne saurait cependant en toute logique l'étendre à l'*Oberblatt*. En effet l'*Oberblatt* se produit à partir d'un méristème qui, présent dans l'*Unterblatt* (écaille, cataphylle des auteurs américains, etc.) destinée à « émettre » un *Oberblatt*, ne l'est pas dans d'autres écailles. Cette différence est évidente pour tout auteur au courant de l'histogénèse foliaire et de la symétrie, mais comme ces disciplines n'intéressent que fort en passant la morphologie d'inspiration Trollienne, ceux qui la pratiquent ne s'en rendent pas toujours compte. On comprend sans difficulté, naturellement, que, mis en face des carpelles des Wintéraracées (Fig. 6/A), BAILEY et NAST, couple fort timoré de morphologistes (**5** : 479) n'aient pu

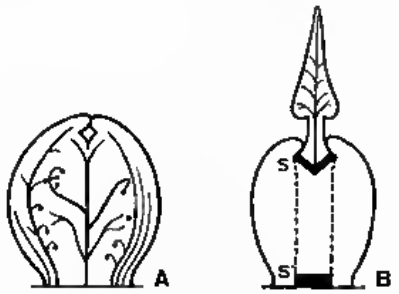


Fig. 6. — En **A**, « carpelle-type » d'une Wintéracée d'après BAILEY et NAST (**5**, pl. V, fig. 17). — En **B**, le même carpelle/*Unterblatt* émettant pétiole et limbe à partir de l'articulation *S* ou *S'*.

qu'avouer que : « The conduplicate form, placentation, and vascularization of the megasporophyll do not conform with the classical interpretation of the angiospermous carpel bearing marginally attached ovules ». On ne peut s'attendre, naturellement, à ce que d'aussi respectables savants s'expliquent en plus grand détail. En tout cas, ayant soumis à l'analyse la vascularisation de *Austrobaileya* (**12***a* : 648 s), nous n'avons rien trouvé nous-même à redire. S'ils n'ont rien vu de la remarquable symétrie de cette Wintéracée — cas d'ailleurs normal dans tout travail « orthodoxe » — BAILEY et NAST ne se sont cependant aucunement trompé en refusant de supposer dans son carpelle l'homologue d'une feuille tout court. Chez les Wintéracées aussi bien qu'en général, le carpelle n'est, en tout cas, pas une feuille *végétative*, c'est-à-dire l'organe qu'est la *feuille* dans le langage courant. Le carpelle est, tout au plus, l'*Unterblatt*. C'est tellement évident que le plus fruste des schémas (Fig. 6/B) suffit à montrer avec quelle facilité on ajoute une *feuille végétative* au «carpelle» (Fig. 6/A) de BAILEY et NAST. On en conclura que tout auteur homologuant le « carpelle »

part, SATINA assure (*op. cit.* 30 : 462, 1943) que : « The various components of the carpel are axial in origin ». Elle ne se contredit aucunement, puisque « l'écaille est autant « phyllome » que « télome », mais un organe qui est une « émergence » des parois de la partie supérieure de « l'écaille » suggère de près un « pétiole/lame foliaire » avorté.

Source : MNHN, Paris

à la « feuille » fait appel à un langage extrêmement imprécis puisque, en effet, la « feuille » se compose pour le moins de deux parties différentes, *Unterblatt* et *Oberblatt*; et il est loin d'être sûr que le « carpelle » est lui-même homologue de l'*Unterblatt* sans plus. Le plus souvent, le « carpelle » est un organe à plusieurs couches (voir : épicarpe, mésocarpe, endocarpe, etc.), dont l'*Unterblatt* (pris au sens le plus large du terme, c'est-à-dire, au sens d'*écaille* très en général — n'est qu'une partie.

Nous avons déjà dit que ces *carpelle et placenta sont des organes indépendants*. Nous ajouterons à ce principe, pour nous absolument fondamental de la *morphogénèse* florale (nous laisserons à la *morphologie* — pour autant qu'elle en soit capable — de décider dans le cas particulier de la « transfusion » susceptible d'associer les deux), un deuxième principe que voici : La nature de la paroi du carpelle — ou, pour mieux dire, des parois du gynécée — est loin d'être aussi simple que celle du limbe foliaire[1].

Il est des cas où le « carpelle » est assez vert, assez mince, etc. pour qu'on le prenne aisément pour une « feuille ». Cependant, dans le cas de beaucoup le plus fréquent, les parois du gynécée sont infiniment plus compliquées que les tissus d'une feuille véritable. Par exemple : on rencontre dans le « péricarpe »/« épicarpe » des Protéacées (**12***a* : 317, 409, note) des cambiums fasciculaires et interfasciculaires; les parois de l'ovaire de *Lycium* sont autant « capsulaires » que « bacciformes » (**13** : 304 s) etc. Même chez les Convolvulacées on découvre des ensembles carpologiques, pour ainsi dire, qui diffèrent nettement du cas de *Merremia*, comme ceux de l'*Operculina*, genre chez lequel le fruit est une pyxide à déhiscence circumscissile. Une déhiscence de ce type, ou « à fenêtres » (voir *Stictocardia*, **33**), n'est concevable qu'à la condition (**12***a* : 495 s) d'admettre la présence dans les parois de l'ovaire de tissus différents. Il est d'ailleurs normal de voir le « carpelle » des Convolvulacées se dissocier au moment de la déhiscence en 4, 6, voire 8 valves, ce qui démontre une fois de plus que les parois en sont composées. Nous avouons ne pas comprendre du tout pourquoi la morphologie qui se prétend « orthodoxe » ne fait aucun cas de la déhiscence, point culminant de toute la génèse carpique. Si l'on peut ergoter à plaisir sur la « nature » du carpelle, disons, de *Celastrus*, à partir de coupes faites dans le bouton, il y a peu à corriger sur la nature de ce même organe tel qu'il se révèle (**12***a* : 381, fig. 44/D) par la déhiscence. Il nous semble de plus (*op. cit.* : 387, fig. 45), que les limites entre placenta et carpelle (au sens de : « feuille végétative » ovulifère) sont extrêmement floues chez *Celastrus*. Il suffirait en effet de border les vaisseaux aboutissant

1. Ce n'est qu'exceptionnellement que l'on tombe sur des travaux dans lesquels la distinction est faite entre les *carpelles* et les *parois de l'ovaire*. SZABÓ s'en est rendu compte en étudiant les Dipsacacées (Ann. Botany **37** : 333, 1923), famille chez laquelle les carpelles sont « axiles », et ne contribuent pas à la formation des parois de l'ovaire (*walls of the ovary*). Avouons d'ailleurs que séparer le « carpelle » de « l'endocarpe », du « mésocarpe », de « l'épicarpe », présente des difficultés d'ordre théorique et pratique dont les auteurs ont en masse, préféré se tirer en ne parlant que du « carpelle ». Nous ne nierons pas que la terminologie qui découle de la « Théorie de GŒTHE » est d'une extrême commodité. Elle glisse sur la surface de troublantes questions, et serait merveilleuse si elle n'était pas ce qu'elle est foncièrement.

Source : MNHN, Paris

aux ovules dans le placenta de ce genre, d'une lisière de tissu mince et verdâtre pour y voir au moins les prodromes d'une « feuille végétative » à ovules. La définition du « carpelle » d'après l'école de GOETHE, TROLL, etc.. est sans contredit la plus commode que l'on puisse imaginer, car... eh oui!... le carpelle est l'homologue, à quelques ovules près (eux-mêmes foliaires bien entendu), de la feuille, et ce sont les carpelles qui forment le gynécée! Mais dès que l'on rapporte cette conception simpliste de la carpologie, de la fleur, etc. aux problèmes de la nature vivante rien n'en reste, parce que tout est à la fois infiniment plus compliqué *du point de vue morphologique* et infiniment plus profond *du point de vue morphogénique*. A bien regarder, la définition « orthodoxe » du « carpelle » voudrait être en effet morphogénique en raison de ce qu'elle s'efforce de simplifier au maximum toutes les morphologies carpellaires par une définition d'ensemble. Malheureusement, ce qui manque à cette dénfiition — conçue par un poète en 1790! — est précisément le sens exact de ce que la pensée scientifique attend des mots qu'elle emploie à des buts déterminés et précis.

Ne craignons donc pas de dire à autrui et à nous-mêmes certaines vérités, qui bien que blessantes pour notre amour-propre, sont indispensables au progrès de nos sciences : 1) La botanique, en général, s'est morcelée en « spécialités », souvent très avancées du point de vue technique, sans jamais se soucier pour autant de mettre à jour sa pensée. Il s'ensuit que la botanique n'a aujourd'hui aucune doctrine de fond, aucune pensée générale, aucun point de raillement capable d'assurer la synthèse entre ses « spécialités », en un mot, *aucune philosophie*. A ce point de vue (**16** : 420) une œuvre immense de construction nous attend; 2) Une preuve de ce que nous venons d'affirmer est dans le fait, tenu pour indiscutable par des auteurs qualifiés et nullement anciens (BAEHNI, par exemple **4**), que nous avons été incapables de trouver une « théorie » meilleure que celle que GOETHE, botaniste amateur si jamais il en fût, imaginait *il y a 180 ans*! Que ceux qui ne connaissent pas cette « théorie » se fassent donc un devoir d'y réfléchir, et surtout de bien la lire avant de s'engager aveuglément dans les voies de « l'orthodoxie » ou de « l'hérésie »; 3) Naturellement, il y a *énormément* de vieux, de suranné, de fruit de pure compilation dans nos travaux en général. Nous sommes devenus à un tel point ignorant de l'histoire de notre propre pensée que nous ne savons plus distinguer en elle ce qui est blanc de ce qui est noir, ce qui est caduc de ce qui est permanent. En raison de cette ignorance, il ne nous est pas interdit d'espérer que, toute faible qu'elle puisse être en elle-même, notre œuvre favorisera par un courant de pensée éminemment *utile*, en tant que *synthétique* et *analytique* à la fois, le « démarrage » d'une botanique générale moins ancienne que 1790. N'est-ce pas la « Théorie de GOETHE » — ainsi que BAEHNI nous l'a montré — qui moule aujourd'hui encore notre « morphologie »[1].

1. Bien que plus nuancée que l'opinion de BAEHNI, celle d'OZENDA n'en diffère au fond aucunement. Ce dernier pense (dans Rev. Scientif. **84** (7) : 403, 1946) que la « théorie foliaire » issue de « l'idée primitive de GŒTHE » n'a pas encore été rendue « entièrement caduque » par les « larges brèches » que les auteurs modernes lui ont faites. Paul BERTRAND lui aussi (Les Végétaux vasculaires : 37, 1947) croit que : à GŒTHE revient l'hon-

Source : MNHN, Paris

N'est-ce pas ce que DARWIN affirmait en 1859 de la « Geographic Distribution » qui est la « biogeography » des « great international experts » d'aujourd'hui?

EN RÉSUMÉ; nous reprochons à la morphologie soi-disant « orthodoxe » un caractère superficiel de la pensée et de la méthode qui, en lui faisant voir « l'homologie », lui interdit cependant de se rendre compte de ce qui vaut beaucoup plus pour les fins de la connaissance raisonnée de l'évolution et de la morphogénèse des végétaux. Parfaitement conscient que, pour l'instant, l'esprit des temps n'est pas en notre faveur, nous avons décidé

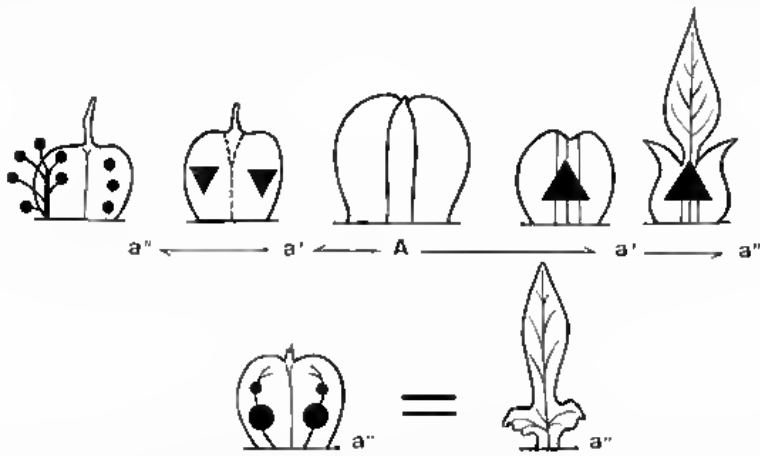


Fig. 7. — En haut : *Notre conception des rapports entre « carpelle » et « feuille » végétative.* — Pour nous, « l'écaille » *A* marque le point de départ de deux processus morphogènes. L'un d'eux (*a'*, *a''* à gauche) est sexuel, aboutissant par des méristèmes *ad hoc* (symbolisés en *a'* par des triangles inversés) à un « carpelle » dont le placenta peut être « transfusé » (*a''*, côté droit) ou libre. L'autre processus (*a'*, *a''* à droite) donne, grâce à un méristème ventral (symbolisé par un triangle en *a'*) une feuille végétative. Cette conception a pour nous l'avantage de rapprocher l'organe d'assimilation (*feuille*) de l'organe de reproduction (*écaille ovulifère* ou *anthérifère*) d'une manière logique, autorisant ainsi de fructueux recoupements entre les deux. — *Observation* : MELVILLE a pour nous raison en pensant (Proc. Linnean Soc. (Londres) Sess. 164, Pt. 2 : 175, 1953) que chez les Angiospermes : « Considerable morphological changes vere the result of relatively simple genetical changes ». La méiose bloquée et les fausses microspores chez **Marsilea hirsuta** observées par MARTENS et FELLER (Acad. Roy. Belgique, Bull Cl. Sciences, ser. 5, 36 : 722, 1950) excitent bien l'intérêt.
En bas : Comment l'école « orthodoxe » s'imagine que le « carpelle » (*a''*, à gauche) est « homologue » de la « feuille végétative » (*a''* à droite). Cette conception ne voit que les apparences, sans se rendre compte de la véritable nature de la « virescence /foliarisation » du point de vue morphogénique, méconnaissant ainsi les grands processus différentiels en jeu.

neur d'avoir synthétisé les idées qui avaient cours de son temps en y introduisant la clarté et la simplicité caractéristique de son génie ». Nous nous demandons toujours : 1) comment on peut appeler « foliaire » une théorie si personne ne sait aujourd'hui ce qu'est véritablement la feuille, et GŒTHE en 1790 en savait assurément encore moins que nous?; 2) Rien de plus simple et clair que par exemple : le principe « *tout méchant n'est qu'un bon mal tourné* ». Ce qui reste à comprendre est ce que veut dire : méchant, bon, mal, tourné. Pareillement, la « théorie foliaire » de GŒTHE et de ses admirateurs nous laisse à deviner ce que serait vraiment le « carpelle », la « feuille », l'« homologie », la « métamorphose », etc. C'est beaucoup, surtout dans la pensée scientifique dans laquelle rien ne vaut qui ne soit net, précis.

Source : MNHN, Paris

de continuer notre œuvre sans le moindre souci de l'écho qu'elle peut susciter ou, pour mieux dire, ne pas susciter, dans l'assurance raisonnée que son jour viendra. Nous ne pouvons cependant pas nous taire lorsqu'un auteur bien connu, et qui paraît ne pas être au courant de nos travaux, en attaque une partie essentielle par une étude où l'on prouve, à ce qu'il en semble, que le « carpelle » est « homologue » d'une « feuille ». On se rendra compte sur-le-champ de ce que cet auteur propose, et nous voyons au contraire, en jettant un coup d'œil sur les croquis ici annexés (Fig. 7), que notre interprétation trouve ses arguments, pour sa part, dans des notions de symétrie et d'histologie (articulations, etc.) dont la morphologie « orthodoxe » paraît être encore dépourvue. Nous formulons le vœu que les tenants de cette école veuillent bien en juger dans un esprit différent de celui qui les a portés à voir (**36** : 413) dans le diagramme floral des Saururacées une : « Reines Phantasiegebilde » et qui leur a conseillé (**43** : 148) d'exclure la présence chez *Limosella* de : « Echte Stipeln », à remplacer aussitôt par des : « Scheidige verbreiteterte Teile der Blattbasis ». Il y a tout de même quelques différences entre discuter dans un esprit analytique et synthétique et ergoter sur les termes de définitions préconçues. C'est grâce à des définitions de ce genre que l'on a fini par réduire la « morphologie » au niveau d'une théologie. On décide d'abord, par un acte de foi, que tel ou tel organe est « feuille », « branche », « ovule », « ovaire », « fleur », « pseudanthe », etc., et, une fois la définition posée, on se chamaille entre « orthodoxes » et « hérétiques » au profit de la « gloire » de GOETHE, 1790, de PAYER, 1857, de TROLL, 1940, de CROIZAT, 1948, etc. C'est ridicule au pied de la lettre, car tout cela nuit au respect de la Nature autant qu'à celui de l'esprit.

D. — LES ÉPINES DES *EUPHORBIA*

Nous n'écrirons ici que quelques lignes pour mémoire, car avant que ce petit article ne paraisse, un autre sera publié dans Webbia avec de nombreuses figures, traitant de la morphologie extérieure des Euphorbes charnues particulièrement.

En s'efforçant d'établir une différence fondamentale entre les épines des Euphorbes à 2 piquants (type *Diacanthium*) et de celles revenant au groupe malgache *milii*, VERDUS (**45**) et PLANTEFOL (**34**) ne se sont pas rendu compte de deux faits essentiels que voici : 1) Un endémisme nettement malgache, *Euphorbia pachypodioides* se caractérise (**44** : 144, 174) par : « Les deux épines de la même paire insérées sur un même coussinet (podaire) », ce qui le place nettement — du point de vue morphologique et systématique — parmi les espèces de *Diacanthium* qui foisonnent en Afrique continentale et aux Indes, mais ne sont représentées à Madagascar que par cette seule espèce; 2) Il est *absolument impossible* d'établir une coupure nette entre les épines de type *Diacanthium* et celle de type *milii*, ce que nous affirmons avec force.

Rapportons-nous par exemple à l'*E. leuconeura* (perperam : *E. lophogona* **12***a* : 666, fig. 77), dont nous donnons la *descriptio emendata* dans

Source : MNHN, Paris

le travail à paraître bientôt (ces lignes sont écrites le 22 décembre 1969)[1] dans Webbia. Cette Euphorbe est identiquement la même — à n'en pas douter — que l'« *Euphorbia noehumberti* (forme ou peut-être stade plus jeune) » figurée par URSCH et LÉANDRI (**44** : 129, pl. 28).

Les feuilles inférieures de la plantule portent une paire de stipules en soie ou en écaille (voir **12***a* : 666, fig. 77/H), qui bientôt s'allongent en coussinets à crêtes. La symétrie par 2/5 en est parfaite (Fig. 8), et, chez la plante adulte, les coussinets stipulaires se fondent en formant cinq rangées continues.

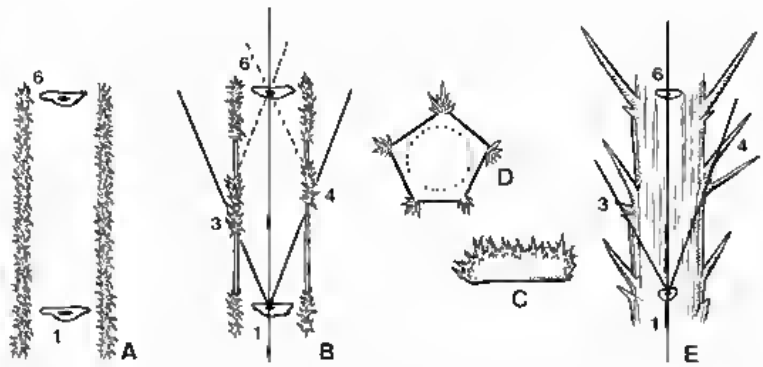


Fig. 8. — **A**, Partie d'axe principal (« tronc ») d'**Euphorbia leuconeura** montrant les cicatrices foliaires 1 et 6, et les « crêtes stipulaires » caractéristiques de cette remarquable espèce malgache. — **B**, Chez la plante très jeune, les « crêtes stipulaires » sont interrompues, et il est ainsi facile d'en établir le développement. Dans notre figure (plantule), les insertions foliaires 1 et 6 sont flanquées à droite et à gauche de deux stipules en « brosse » (voir C). La stipule 3 est celle de droite de la feuille du même numéro; la stipule 4, celle de gauche de la feuille n° 4. Chez la plante âgée, les stipules 1, 3, 4, 6 (au total 6 stipules : 2 chaque pour 1 et 6, 1 pour 3 et 4 respectivement) s'unissent en formant les « crêtes stipulaires » ininterrompues de la figure A (voir la situation de ces crêtes dans la figure **D**, section transversale du « tronc »). — **E**, Dans l'**E. milii** (ci-devant : **E. splendens**) et les formes de son alliance, les « crêtes stipulaires » demeurant interrompues, et donnent origine à des piquants de bonne taille au niveau de chaque insertion foliaire. — *Observation* : Les lignes **1-6** (voir **B**, **E**, 10/A) marquent l'*orthostique* des Euphorbes du groupe **leuconeura/milii** à symétrie 2/5; les lignes 1-3 et 1-4 respectivement, sont les *parastiques* flanquant l'orthostique 1-6. *Orthostique* et *parastique* dessinent un losange irrégulier à rapports constants (1-3-4-6 en 2/5, 1-4-6-9 en 3/8, 1-6-9-14 en 5/13), etc.

Les « piquants », « crêtes stipulaires », etc. d'une foule d'Euphorbes malgaches (*E. milii*, *E. lophogona*, *E. viguieri*, *E. neohumberti*, etc.) ne représentent que des variations sur le *leitmotiv* de la morphogénèse stipulaire amorcée par l'*E. leuconeura*. On observe chez ces plantes des piquants simples, composés, ramifiés, réunis ou non par « coussinets », etc., qui reviennent tous au même type morphogène, qu'ils soient ou non vascularisés

1. Nous avons achevé la rédaction de cet article en décembre 1969. Il ne verra le jour, paraît-il, qu'au début de 1973. Nous l'avons repris en main au mois de mars 1972 pour en rectifier quelques informations dépassées. L'article annoncé (dans Webbia) a paru le 25 juin 1972. Nous laissons ici le texte de notre article tel qu'il était à ce sujet en décembre 1969.

Source : MNHN, Paris

L'*Euphorbia didiereoides* amorce à son tour une variante dont les éléments constitutifs sont les suivants : 1) Deux coussinets stipulaires surélevés latéraux à la feuille; 2) Un « pied » portant la feuille, la limite entre les deux étant marquée par une articulation. Les coussinets latéraux montrent une tendance très nette à se réunir sous la feuille (Fig. 9), en constituant ainsi l'amorce d'un « podaire » au sens courant du terme.

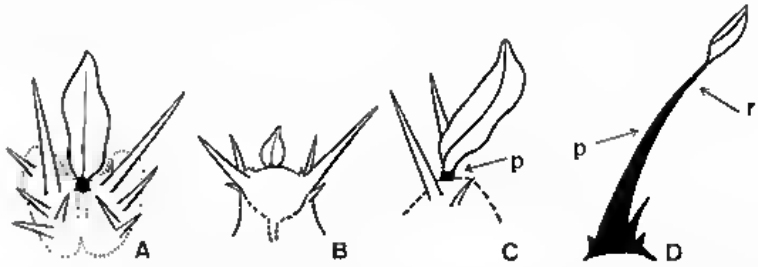


Fig. 9. — A, Chez l'E. **didiereoides** se forment des « coussinets stipulaires » (simple variante de la « brosse » et de la « crête » stipulaire de l'E. **leuconeura**) ayant tendance à se réunir sous le « pied » (en noir) portant la feuille. Cet arrangement et cette tendance suffisent — par évolution secondaire — à produire « l'écusson » caractéristique des Euphorbes du type **trilangularis/antiquorum** (comparer les fig. A et B). La « tendance » chez ces plantes jamais ne manque de produire des épines de plus grande taille au niveau de l'insertion foliaire. — C, Croquis montrant le « pied » *p* sous la feuille de l'E. **didiereoides** (chez cette espèce et ses hybrides le « pied » est d'observation facile). On remarquera que le « pied » normal sous la feuille de l'E. **didiereoides** (*p*) correspond exactement — sauf par la longueur — à « l'épine ») (voir fig. D, *r*) laquelle porte exceptionnellement une ascidie foliaire chez des hybrides de l'E. **milii**.

Une deuxième variante est présentée par l'*E. paulianii*, espèce se rapprochant de très près de l'*E. perrieri*. La crête stipulaire est dissociée (fig. 10), et les stipules tendent à se placer en cercle autour de l'insertion foliaire.

Le dernier terme de la « tendance *didiereoides* » est, évidemment, un podaire de type *Diacanthium*; celui de la « tendance *paulianii* » un cercle de « crêtes » menues entourant l'insertion de la feuille (Fig. 10/B). Le premier de ces termes est atteint dans l'*E. pachypodioides*; le deuxième dans « le faisceau annulaire » assigné par Poisson (**35** : 56) à la base de la feuille de l'*E. leucodendron*. Nous remarquerons que les « stipules-piquants » de moindre taille de l'*E. neohumberti* sont, à leur naissance assez semblables aux « glandes » du faisceau annulaire de l'*E. leucodendron*.

On trouve donc dans les Euphorbes malgaches le tableau complet de l'évolution de la « stipule ». Le gros de cette évolution est fourni par des variantes du type *leuconeura*, mais le type *diacanthium* y est tout de même atteint (*E. pachypodioides*)[1], ainsi que le type *leucodendron*, préludant à l'élimination de la stipule par réduction ultérieure. Ce tableau est imposant, absolument probant, et d'une valeur éducative de tout premier ordre.

1. On ne pensera pas ici le moins du monde que l'*E. pachypodioides* est un « *Diacanthium* » perdu, établi à Madagascar grâce à quelque oiseau obligeant, qui en aurait convoyé les graines à travers le canal de Mozambique. L'évolution des Euphorbes malgaches a abouti à « produire » dans la Grande-Ile — par évolution nettement locale —

Source : MNHN, Paris

C'est toute une création qui se déroule sous nos yeux à la manière d'un film, pas à pas, degré par degré.

Nous avons dans notre collection un hybride de souche *milii* dont les stipules se terminent souvent par des folioles en ascidie. Nous avons remarqué le même cas comme fait occasionnel sur d'autres plantules de semblable origine.

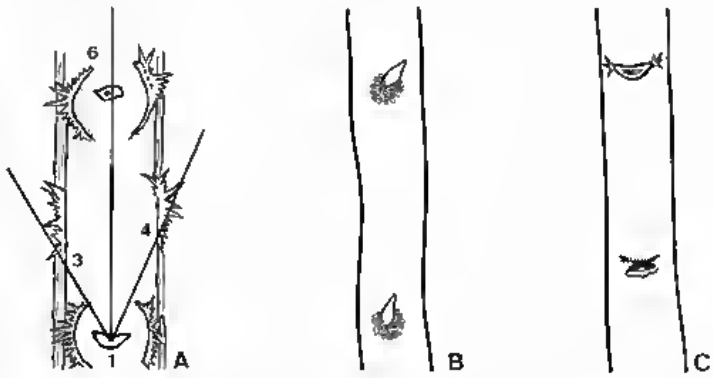


Fig. 10. — **A,** Chez l'**E. pauliani** la « crête stipulaire » se décompose en deux rangées de stipules alternes « en lame » (variante de la « brosse » de l'**E. leuconeura**). La « lame stipulaire » tend elle-même à entourer la région où se fait l'insertion de la feuille. — **B,** En « serrant » la « lame stipulaire » autour de l'insertion de la feuille, et en en réduisant les « piquants » à des « émergences » cireuses, on atteint les stipules « en paquet » de l'**E. leucodendron** (la classification de cette espèce est fort confuse : le binôme que nous lui assignons ici n'est que provisoire : en tout cas la stipule que nous décrivons n'a rien de banal, et pourra se repérer facilement même *in sicco*). — **C,** Par réduction ultérieure, la stipule est pratiquement éliminée (bas du croquis : **E.** « **orthoclada** »/**E. esula** et **aff.** ; haut : **E. antso,** etc.). Dans le premier cas, la stipule n'apparaît plus, dans le second elle est fort réduite, et en franche régression.

Cette « monstruosité » (Fig. 9/D) n'est pas loin d'un fait normal : le « pied-pétiole » ligneux qui porte la feuille chez l'*E. didiereoides* n'est lui-même qu'un « organe stipulaire/piquant » couronné par une articulation (méristème) capable de produire une feuille normale. Privés de cette articulation, les « organes stipulaires/piquants » de type courant demeurent inactifs ou, tout au plus, donnent par exception des ascidies foliaires.

des types (*Diancanthium*, *Esulae*, *Pachycladae*, etc.) qui, rares dans la flore malgache, sont courants ailleurs (Afrique continentale, Canaries, Mexique, etc.). Du point de vue des principes de la botanique, le genre *Euphorbia*, tel qu'il se présente à Madagascar, en Afrique du Sud, etc., vaut à lui seul des *milliers* de textes, traités, articles, etc. C'est d'une admirable clarté autant du point de vue de la morphologie que de la « spéciation » de l'évolution, etc. Naturellement, il faut comprendre le sujet avant de savoir s'en servir; et il faut bien se dire que les tendances de l'enseignement actuel ne favorisent aucunement la compréhension en profondeur, *analytiquement* et *synthétiquement*, du monde des Plantes. Même les Euphorbes malgaches ne disent rien à celui qui sait sur les « stipules » tout ce qu'en disent les livres, mais presque rien de ce qu'en montre la nature. Rien non plus ne se construit dans l'esprit de ceux qui croient fermement que, par exemple, l'*E. pachypodioides* est arrivé à Madagascar grâce aux « moyens de fortune » chers à la « phytogéographie » darwinienne.

Source : MNHN, Paris

Nous ferons remarquer que des faits du même ordre s'observent sur les « fouets » de *Quisqualis indica*, donnant des « pétioles » en « aiguillon » couronnés par des folioles qui ne sont pas loin d'être des « ascidies » pareilles à ceux de nos Euphorbes. Ravivée par un méristème/articulation terminal, la feuille-épine de *Berberis* devient une « stipule », alors que sa partie centrale se mue en pétiole articulé au sommet (voir **12***a* : 900, fig. 110). Disons donc que la distinction à établir entre l'*Unterblatt* et l'*Oberblatt* est en principe fort nette, et que les « piquants » des *Euphorbia* sont à la fois des épines, des stipules et des *Unterblätter*. A partir de ce point s'ouvre tout un vaste champ de morphogénèse comparative dont, croyons-nous, même pas les abords n'ont été explorés jusqu'à ce jour.

Naturellement, nous ne pouvons nous associer aux conclusions de VERDUS et de PLANTEFOL. Les distinctions qu'ils voudraient établir entre les épines du type *milii* et celles d'autres Euphorbes n'existent aucunement dans la nature, quoi que puissent en dire les textes.

CONCLUSIONS

1. La notion, malheureusement toujours très répandue, qu'une morphologie « bonne », « orthodoxe », etc. s'oppose à une morphologie « mauvaise », « hérétique », etc. est enfantine. Prétendu apôtre de la dernière, nous n'avons cependant rien en commun (voir **36** : 427; **15** : 143 s, 160 s; **13** : 797 s) avec des auteurs dont on nous rapproche[1]. « Orthodoxe » serait, d'après ses tenants, la morphologie imprégnée des spéculations de GOETHE sur les « métamorphoses ». Nous récusons cette notion, source d'une confusion dans les esprits qui est responsable de stériles discussions depuis plus d'un siècle. *Gœthe n'a pas mieux vu que Ptolémée.* GOETHE a bâti toute une « théorie des métamorphoses » en observant les *apparences* de la vie végétale, comment par exemple la virescence tourne le « carpelle » en « feuille », de quelle manière le « carpelle » ressemble à la « feuille », jusqu'à quel degré le staminode paraît être intermédiaire entre le pétale et l'étamine, etc. GOETHE n'est pas allé au-delà des *apparences* pour la bonne raison que : 1) Jamais il ne fut un esprit capable de recherche exacte, minutieuse, en un mot, scientifique, ce qui d'ailleurs il déclara lui-même (« Trennen und Zählen lag nicht in meiner Natur » (**1** : 70); 2). Ses incursions dans le champ de sciences autres que la botanique ont bien vite été jugées pour ce qu'elles étaient, c'est-à-dire les fantaisies d'un amateur; 3) Eût-il voulu mieux faire en 1790, GOETHE ne l'aurait pu en raison de l'état des connaissances botaniques à l'époque. PTOLÉMÉE, on le sait, ne vit aucune raison de douter que le soleil tournât autour de la terre vu qu'il se lève et couche à des points opposés de l'horizon, ce qui d'ailleurs, à l'exception de quelques esprits

1. Cette remarque vaut particulièrement pour MEEUSE. MELVILLE est, pour nous, un auteur qui ne manque aucunement de réels mérites. Nous souhaitons pouvoir analyser la question dans un travail à venir destiné à « faire le point » des critiques que CORNER adresse à MELVILLE.

Source : MNHN, Paris

« hérétiques », tout le monde tenait pour assuré autour de lui. *Le rapprochement que nous établissons entre Gœthe et Ptolémée est absolument justifié autant du point de vue historique que de celui des faits et de leurs conséquences.* Ce qui est vrai de GOETHE et de PTOLÉMÉE l'est autant, du moins à beaucoup de points de vue, de Charles DARWIN. Il est, dans l'histoire de la pensée autant que dans l'histoire au sens courant du terme, de « grandes figures » qui, pour une foule de raisons — à tort et à raison — ont moulé la pensée de générations. Pour nous, *situer ces figures et en analyser la pensée dans le but d'en expliquer le ressort et le pouvoir est la tâche principale de toute didactique menée en profondeur.* Le fait n'est rien si on en donne une fausse interprétation, et toute interprétation revient toujours à un nom, à une époque, à un lieu qu'il importe de fixer avec toute précision. Dans la botanique moderne, GOETHE compte pour beaucoup plus que Bernard DE JUSSIEU, car c'est GOETHE qui « nous a appris à « penser » », et c'est bien de sa façon de le faire que la botanique doit se défaire surtout et avant tout.

2. La morphologie se disant « orthodoxe » connaît très peu l'histogénèse, pas du tout la symétrie, assez mal la logique. Cette carence ne contribue à aucunement à enaméliorer les travaux.

3. *Homologie* ne peut être, dans les sciences, un mot creux. Si on l'invoque, on doit avoir des raisons précises.

4. Les épines des Euphorbes ont la même origine et la même nature, autant chez *Euphorbia milii* (*splendens*) que chez *E. antiquorum*, *E. triangularis*, *E. pachypodioides*, etc.

5. En raison de l'*importance tout à fait capitale du sujet carpelle/feuille* nous résumerons avec quelque détail nos conclusions sur cette matière :

A. — *Le réseau ovulifère (placenta sensu lato) est indépendant du carpelle.* Tout un siècle de travail a prouvé qu'il existe des placentas que l'on ne peut d'aucune manière faire rentrer dans le carpelle, alors que d'autres placentas existent également dont l'union avec le carpelle (par « transfusion », « fusion congénitale », etc.) est très intime. Ne serait-ce que dans un souci d'utilité pratique le fait est à reconnaître *tel quel*, quitte à en raisonner cas par cas. Ce n'est pas « l'orthodoxie » qui peut avoir la parole dans une question de cette portée.

B. — *Les parois du gynécée sont souvent beaucoup plus compliquées que celles du carpelle conçu comme organe « foliaire ».* Le gynécée, *en particulier*, est ce qui reste d'un strobile pré-angiosperme pélorié; donc, l'héritier de toutes sortes de tissus. Toute étude qui l'ignore lui fait tort foncièrement.

C. — Un organe — normalement composé de 3 parties, centrale et latérales — que l'on nomme couramment *écaille* (de bourgeons, etc.), *Unterblatt* (partie « stipulaire » de la feuille, sous-jacente ou latérale à la base du pétiole), etc. est la clé de voûte de la formation du *carpelle* autant

Source : MNHN, Paris

que de la *feuille*. Il devient *carpelle* lorsqu'il porte des ovules; il est la souche de la feuille végétative s'il est pourvu d'un méristéme ventral *ad hoc*. Les *stipules* reviennent aux secteurs latéraux de l'écaille et représentent le plus souvent des « énations » du cortex, ce qui explique qu'elles ne tombent pas avec la feuille.

D. — Les rapports entre la stipule, le carpelle, la feuille végétative offrent des problémes passionnants aux chercheurs qui voudront s'y dédier *libres de toute préconception académique*. Nombre de ces problémes n'ont même pas été énoncés : GOETHE ne les ayant pas vus, les successeurs de GOETHE n'ont pas jugé opportun de les voir.

E. — On ne dira donc pas — si l'on veut parler et penser d'une manière précise — que le « carpelle », étant « homologue » par nature de la « feuille végétative », se « métamorphose » en elle en cas de « monstruosité ». On dira plutôt que « l'écaille » susceptible de donner un « carpelle » ou une « feuille végétative » d'aprés la nature des méristémes, sexuels ou autres, qui sont appelés à s'en charger dans tel ou tel cas; que l'écaille dis-je peut être atteinte de troubles hormonaux, etc. — qui en altèrent l'état à attendre dans telle ou telle autre situation. De la sorte, son développement étant dérangé, « l'écaille-carpelle » est « indécis », et est susceptible, le cas échéant, de tourner en « écaille-feuille » (*Unterblatt* + *Oberblatt*) plus ou moins bien « réussie ». On remarquera que le cas oú la feuille se mue en carpelle sur une branche normalement feuillée est infiniment plus rare (nous ne l'avons constaté que chez certaines Euphorbes, et toujours pas loin des inflorescences) que l'inverse, c'est-à-dire le cas d'un carpelle revenant á la feuille. C'est donc bien l'absence ou l'inhibition d'un méristéme (qu'on veuille l'appeler hormone, contrôle, etc.) de sexualisation qui « métamorphose » le carpelle en feuille.

F. — Conçu en termes précis, le probléme de la « métamorphose » passe enfin du champ des apparences et des ressemblances à celui de l'histologie de la symétrie, de la morphogénése, des « contrôles » hormonaux, ce que nous croyons être un gain indiscutable. Nous ferons remarquer que la « métamorphose » d'« organes foliaires » en « organes sexuels » est une question de la plus haute importance. En effet, il est établi (voir DUNCAN, dans Bull. Torrey Bot. Club **67** : 408, 1940, confirmant les données de STRASBURGER, 1873) que : « The sporocarp initial originates by the dichotomy of the leaf initial and represents the transformed lower lobe of the leaf ». Il est donc nécessaire de bien entendre ce que signifient les mots que nous employons, malheureusement souvent, sans trop y penser.

G. — Il est *essentiel* de rétablir la symétrie — dont la phyllotaxie n'est qu'une branche — dans tous ses droits. L'étude des articulations, nœuds, etc. est très importante.

H. — Le carpelle et la feuille végétative répondent à deux spécialisations divergentes de l'écaille. L'écaille elle-même doit son origine premiére à des « trichomoïdes », c'est-á-dire á des « paquets de cellules » qui ne sont

Source : MNHN, Paris

pour le moment pas plus « branche » que « feuille ». Le placenta est dans le même cas, de telle sorte que se demander si le « carpelle », le « placenta » sont « rameau » ou « feuille » porte à faux. Nous renvoyons nos lecteurs pour ce qui est des rapports « rameau/feuille/épine », etc. à un de nos travaux (45), et en ce qui touche les rapports du placenta, etc. en relation avec la haute systématique à une autre étude (**40**, 345 s). Si nos lecteurs ne trouvent pas dans nos écrits la « Vérité », ils pourront toujours y puiser de quoi réfléchir. Or, c'est bien de *penser* que la botanique, la biogéographie, etc. ont aujourd'hui le besoin le plus pressant.

Bibliographie

(1) Arber, A. — Gœthe's Botany, with the Metamorphosis of Plants (1790) and Teller's Ode to Nature (1872). Chronica Botanica, U.S.A. (1946).
(2) — The Natural Philosophy of Plant Form, Cambridge G.B. (1950).
(3) Arnal, C. — Sur l'autonomie du style et du stigmate chez les Violacées. Bull. Scientif. Bourgogne **10** (1) : 5 (1941-1944), 1944.
(4) Baehni, Ch. — M. de Gœthe, botaniste. Gesnerus **6** : 110 (1949).
(5) Bailey, I. W. and Nast, C. G. — The comparative Morphology of the *Winteraceae*. II. Carpels. Journ. Arnold Arboretum **24** : 472 (1943).
(6) Bancilhon L., — Sur la mise en évidence d'un rôle « organisateur » du méristème apical de l'axe orthotrope de *Phyllanthus*. C.R. Acad. Sc. Paris **260**/Groupe 11 : 5327 (1965).
(7) Bancilhon L., Nozeran, R. et Roux J. — Observations sur la morphogenèse de l'appareil végétatif de *Phyllanthus* herbacés. Naturalia Monspeliensia, Sér. Bot. **15** : 5 (1963).
(8) Costerus, J. C. — Dialyse du pistil de *Rhododendron*. Rec. Trav. Bot. Néerl. **18** : 231 (1921).
(9) Croizat, L. — A comment on current notions concerning the leaf, stipule and bud-scale of the Angiosperms. Lingnan Sc. Journ. **19** (1) : 49 (1940).
(10) — The Concept of Inflorescence. Bull. Torrey Bot. Cl. **70** : 496 (1943).
(11) — The inflorescence of " Zea Mays " A Restatement (La Inflorescencia del Maiz). Rev. Argentina Agron. **15** : 160 (1948).
(12) — *Principia Botanica*, 2 vol (**12*a*, 12*b***), Caracas (1960).
(13) — Space, Time, Form: The Biological Synthesis, Caracas (1962).
(14) — Que faut-il entendre par « branche courte » dans les Didiéréacées, etc.? Atti Ist. Bot. Lab. Crittogamico Univ. Pavia, ser. 6, **2** : 33 (1966).
(15) — An Introduction to the subgeneric classification of « *Euphorbia* » L. with stress on the South African and Malagasy species. II. Webbia **22** : 83 (1967).
(16) — Introduction raisonnée à la Biogéographie de l'Afrique. Memorias Soc. Broteriana **20** : 1-451 (1968).
(17) — Quelques réflexions sur la morphogenèse des cyathiums aberrants d'*Euphorbia*. Adansonia, sér. 2, **9** : 5 (1969).
(18) Cusset, G. — Essai d'une taxonomie foliaire dans la tribu des *Bauhinieae*. Adansonia, sér. 2, 6, 252 (1966).
(19) Foster, A. S. — Leaf Differentiation in Angiosperms. Bot. Review **2** : 349 (1936).
(20) Guédès, M. — La stipule ligulaire de *Drosera rotundifolia* L. C. R. Acad. Sc. Paris **263** sér., D : 963 (1966).
(21) — Le Carpelle de *Prunus paniculata* Thunb. (*P. serrulata* Lindl.). Ses modifications morphologiques dans les fleurs doubles et sa signification. Flora **156** : 464 (1966).
(22) — Les appendices ventraux de l'étendard de *Wisteria* (Papilionacées). Phyton, Austria **13**, 1-2 : 45 (1968).
(23) — Le Carpelle et le Gynécée de *Merremia augustifolia* Hall. (Convolvulacées). La Cellule **67** (2) : 139 (1968).

Source : MNHN, Paris

(24) HALLÉ, F. et OLDEMAN, R. A. A. — Essai sur l'Architecture et la Dynamique de Croissance des Arbres tropicaux. Monographie 6, Masson et Cie, Paris (1970).
(25) HARMS, H. — Ueber eine Meliacee mit blattbürtigen Blüten. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **35** : 338 (1917).
(26) HUNT, K. W. — A study of the style and stigma, with reference to the nature of the carpel. Amer. Jour. Bot. **24** : 288 (1937).
(27) JACOBS, D. L. — Shoot segmentation in *Anacharis densa*. Amer. Midland Nat. **35** : 283 (1946).
(28) KAUSSMANN, B. — Botanische Studien (herausg. TROLL et VON GUTTENBERG, Heft 3) : Histogenetische Untersuchungen zum Flachsrossproblem (1955).
(29) LEINFELLNER, W. — Die petaloiden Staublätter und ihre Beziehungen zu den Kronblättern. Oest. Bot. Zeitschr. **101** : 374 (1954).
(30) LOISEAU, J. E. — La Phyllotaxie. Monographie **4**, Masson et Cie, Paris (1969).
(31) MARTENS, P. — Rev. Questions scientif. (Belgique) : 579 (oct. 1961).
(32) MOELIONO, B. M. — De Caulomatische Orsprong van Zadenknoppen bij Caryophyllaceeën en Primulaceeën. These, Univ. Amsterdam : 1-66 (1966).
(33) OOSTSTROOM, VAN, S.J. — *Convolvulaceae*. Flora Malesiana, ser. 1, **44** : 388 s. (1953).
(34) PLANTEFOL, L. — Remarques à propos de la note de Mlle M. Cl. VERDUS sur la « Nature des épines de l'*Euphorbia triangularis* Desf. ». C. R. Acad. Sc. Paris **26**, 2. sér, D : 1224 (1966).
(35) POISSON, H. — Recherches sur la flore méridionale de Madagascar, Paris, A. Challamel éd. (1912).
(36) ROHWEDER, O. — Karpellbau und Syncarpie bei Ranunculaceen. Ber. Schweiz. Bot. Gesellsch. **77** : 376 (1967).
(37) ROTH, I. — Relation between the histogenesis of the leaf and its external shape. Botanical Gazette **118** : 237 (1957).
(38) SATINA, S. — Blakeslee : The Genus *Datura* (by: AVERY, A. G., SATINA S., RIETSEMA, J.). New-York, Ronald Press Co. (1959).
(39) SKUTCH, A. F. — A compound leaf with annual increments of growth. Bull. Torrey Bot. Cl. **73** : 542 (1946).
(40) STERLING, C. — Developmental anatomy of the fruit of *Prunus domestica* L. Bull. Torrey Bot. Cl. **80** : 457 (1953).
(41) SYKES, M. G. — Le Anatomy and morphology of *Tmesipteris*. Ann. Botany **22** : 63 (1968).
(42) TROLL, W. — Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie, Erster Teil, Jena, Fischer Ver, (1954).
(43) TROLL, W. et HARTL, D. — Ueber einiger Baueigentümlichkeiten von *Limosella aquatica* L., insbesondere ihre Infloreszenz. Akad. Wissensch. Liter. Mainz, 1955, Abhandl. Math.-Naturwissensch. Kl., n° **5** : 143 (1955).
(44) URSCH, E. et LÉANDRI, J. — Les Euphorbes malgaches épineuses et charnues du Jardin Botanique de Tzimbazaza. Méms. Inst. Scientif. Madagascar, sér. B, **5** : 109 (1954).
(45) VERDUS, M. Cl. — Nature de l'épine de l'*Euphorbia triangularis* Desf. C. R. Acad. Sc. Paris **262**, sér. D : 12-20 (1966).

Apdo. 60262
CARACAS - VENEZUELA.

Source : MNHN, Paris

ÉDITIONS DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
15, quai Anatole-France — PARIS-VIIe
C.C.P. Paris 9061-11 Tél. 555-26-70

CAHIERS NÉPALAIS

BIBLIOGRAPHIE DU NÉPAL

Volume 3

SCIENCES NATURELLES

Tome 2

BOTANIQUE

par

Jean-François DOBREMEZ - Françoise VIGNY
Laboratoire de Biologie Végétale. Université de Grenoble

L. H. J. WILLIAMS
British Museum (Natural History London)

Liste de près de 800 références concernant la botanique de l'Himalaya Central (Botanique classique, expéditions botaniques, Écologie, Phytogéographie, Ethnobotanique...). Chaque référence est analysée. Les titres sont regroupés en 20 rubriques montrant l'état actuel des connaissances dans chaque domaine. L'ouvrage contient aussi une liste des Herbiers et une liste des jardins Botaniques du monde qui conservent des plantes de l Himalaya Central. La dernière partie rassemble les noms de tous les collecteurs de plantes du Népal.

Ouvrage de 126 pages, 9 cartes in-texte, et 4 planches photographiques hors-texte.

Prix : 40,70 F

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ACHEVÉ D'IMPRIMER LE 29 octobre 1973
SUR LES PRESSES DE FD EN SON
IMPRIMERIE ALENÇONNAISE - 61 - ALENÇON

Dépôt légal : 4e trimestre 1973 - 53.608

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris